ISSN 0181-0642

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION C

sciences de la terre

paléontologie
géologie
minéralogie

4e SERIE T. 7 1985 N° 2

Mai-Juin 1985

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Professeur E. R. BRYGOO

Section C : SCIENCES DE LA TERRE

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*. Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des articles portant sur d'autres aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie, nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie (fusionnée à partir de 1981 avec la revue *Adansonia*) ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

S'adresser :

— pour les **échanges**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331-71-24 ; 331-95-60.
— pour les **abonnements et achats au numéro**, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331-71-24 ; 331-95-60. C.C.P. Paris 9062-62.
— pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Secrétariat du Bulletin, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, tél. 587-19-17.

Abonnements pour l'année 1985 (Prix h.t.)

ABONNEMENT GÉNÉRAL : 1260 F.
SECTION A : Zoologie, biologie et écologie animales : 780 F.
SECTION B : Botanique, *Adansonia* : 360 F.
SECTION C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 250 F

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1405 AD

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, 7, 1985, section C (Sciences de la Terre, Paléontologie, Géologie, Minéralogie), n° 2

SOMMAIRE — *CONTENTS*

F. Conquéré †. — Le péridotite à amphibole de Caussou (Ariège, France)......... 91

Amphibole peridotite from Caussou (Ariège, French Pyrenees).

J. Thierry. — *Coniporella micromera*, algue Dasycladale des calcaires calloviens d'Étrochey (Côte-d'Or) et son environnement biosédimentaire................ 115

Coniporella micromera, *Dasycladal alga from the callovian limestones of Etrochey (Côte-d'Or) and one's biosedimentary environment.*

M. Gayet et B. Lepicard. — Salmoniforme nouveau du Maastrichtien supérieur des Petites Pyrénées (Haute-Garonne, France) : *Pyrenichthys jauzaci* nov. gen. nov. sp. 131

New Salmoniforme from the upper Maastrichtian of the « Petites Pyrénées » (Haute-Garonne, France) : Pyrenichthys jauzaci *nov. gen. nov. sp.*

A. Blieck. — Paléoenvironnements des Hétérostracés, Vertébrés agnathes ordoviciens à dévoniens... 143

Paleoenvironments of the Heterostracans, agnathes Vertebrates from the Ordovician to Devonian.

V. Eisenmann, E. Crégut-Bonnoure et A.-M. Moigne. — *Equus mosbachensis* et les grands Chevaux de la Caune de l'Arago et de Lunel-Viel : crâniologie comparée. 157

Comparative craniology of Equus mosbachensis *and other Middle Pleistocene large horses from France.*

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 7, 1985,
section C, n° 2 : 91-113.

La péridotite à amphibole de Caussou (Ariège, France)

par Fernand CONQUÉRÉ †

Résumé. — L'écaille ultramafique de Caussou est constituée principalement de lherzolites à spinelle, renfermant des cristaux disséminés d'amphibole. Localement des poches irrégulières au sein de ces lherzolites sont occupées par une péridotite dans laquelle l'amphibole devient une phase abondante (10-15 %). L'existence de veines d'amphibolite, les relations des lherzolites à spinelle avec les péridotites riches en amphibole, et l'identité chimique de l'amphibole (pargasite titanifère) dans ces diverses paragenèses suggèrent que ce minéral a cristallisé, dans le domaine de stabilité du faciès lherzolite à spinelle, à partir d'un liquide à composition de néphélinite injecté dans la masse péridotitique, antérieurement à la fin de l'épisode majeur de déformation plastique, mais postérieurement à la constitution du litage.

Abstract. — The ultramafic complex of Caussou is essentially composed of spinel lherzolites, bearing some scattered crystals of amphibole. Irregular patches locally within these lherzolites are filled by a peridotite in which the amphibole is an abundant constituant (10-15 %). The presence of unconformable amphibolite veins, the structural relations between spinel lherzolites and amphibole-rich peridotites, and the similar composition of the amphibole in these various parageneses suggest that the amphibole crystallized, at spinel-lherzolite facies conditions, from a liquid of nephelinite composition, injected into the massive peridotites before the end of the main plastic deformation episode, but after the differentiation of the peridotite-pyroxenite layering.

F. CONQUÉRÉ, *Laboratoire de Minéralogie, Muséum national d'Histoire naturelle, 61, rue Buffon, 75005 Paris.*

AVERTISSEMENT

par J. FABRIÈS

La thèse de CONQUÉRÉ (1978) sur la pétrologie des complexes ultramafiques de lherzolites à spinelle de l'Ariège a été le point de départ de plusieurs études détaillées relatives aux différentes composantes de ces associations pétrographiques issues du manteau supérieur. C'est ainsi qu'ont été publiés la plupart des résultats acquis sur les pyroxénites (CONQUÉRÉ, 1977 ; CONQUÉRÉ, 1979 ; FABRIÈS et CONQUÉRÉ, 1983) et sur les péridotites dont les compositions chimiques globales occupent un large domaine recouvrant la quasi-totalité de celui des enclaves péridotitiques des basaltes alcalins. La mort prématurée de CONQUÉRÉ a interrompu momentanément le développement de ce programme de recherche et est responsable du fait que n'ont pu être publiées les données très abondantes contenues dans sa thèse, concernant les faciès hydratés qui existent dans certains de ces ensembles ultramafiques pyrénéens. C'est notamment le cas de l'étude du gisement de Caussou, remarquable par la présence de lherzolites riches en amphibole, signalée pour la première fois par LACROIX (1894). Les données et conclusions précédemment publiées (CONQUÉRÉ, 1971) sont ici largement complétées et révisées.

Ce petit pointement de péridotite est situé à 1,5 km à l'est du village de Caussou (feuille Ax-les-Thermes n° 1-2, à 1 : 25000 ; x = 558, y = 52). Entouré de calcaires métamorphiques à minéraux, d'âge Crétacé, il appartient au champ d'écailles lherzolitiques de Prades-Bestiac (LACROIX, 1894 ; MONCHOUX, 1970).

1. Caractères généraux du gisement

La majeure partie du gisement (quelques milliers de mètres carrés) est occupée par des lherzolites à spinelle massives dans lesquelles le litage n'est représenté que par quelques rares lits minces de websterites. Comparées aux lherzolites des autres gisements, les péridotites de Caussou ont pour caractère spécifique de contenir des cristaux d'amphibole, de taille relativement élevée (2 à 5 mm), très irrégulièrement disséminés dans la masse de la roche. Ces cristaux forment localement des groupes de deux à trois individus à bords rectilignes et axes parallèles.

La péridotite à amphibole proprement dite, dans laquelle ce minéral devient une phase essentielle, apparaît au sein de poches à limites indécises, d'une dimension de l'ordre du mètre carré, dont nous n'avons observé que deux exemples dans le gisement. Dans ces poches, l'amphibole possède les mêmes dimensions, morphologie et disposition en groupes de cristaux que dans les lherzolites encaissantes. Sa répartition y est également très hétérogène. En fait, ce minéral tapisse les nombreuses faces planes, parfois légèrement courbes (jusqu'à 6 dans le même spécimen), se recoupant à angles vifs, suivant lesquelles la péridotite se débite en échantillons polyédriques de la grosseur du poing (fig. 1). L'abondance de l'amphibole sur certaines de ces faces donne une fausse idée de la composition minéralogique réelle de la péridotite dans sa masse. En fait, ces concentrations ne se poursuivent que sur une faible distance sous les joints de débit, la péridotite à amphibole passant très rapidement à une lherzolite à spinelle.

Diverses autres observations de détail permettent de conclure que les péridotites riches en amphibole forment dans les lherzolites des poches, un système de veines de 3 à 4 cm d'épaisseur maximale, orientées pour la plupart parallèlement aux faces de débit. On observera que ce dernier n'est pas lié à l'existence des concentrations d'amphibole ; il affecte en effet de la même façon les lherzolites à spinelle de la masse du gisement.

La concentration d'amphibole au sein des poches va jusqu'à l'individualisation de veines discontinues d'amphibolite qui peuvent atteindre 4 cm d'épaisseur et dans lesquelles certains des cristaux de la phase hydratée, grossièrement rectangulaires, ont jusqu'à 3 cm d'allongement. Ces veines sont parcourues en tous sens de très fines veinules de carbonates.

2. Textures et compositions minéralogiques

Les lherzolites à spinelle

Les péridotites qui forment la masse du gisement ont une texture granoblastique, relativement isogranulaire (grain moyen : 2-3 mm). Les minéraux sont profondément interlobés, particulièrement l'olivine et l'orthopyroxène, leur étirement déterminant une foliation nettement marquée. La matrice est très peu abondante, à grain relativement important, à texture « en puzzle ». Les grands cristaux d'amphibole sont affectés des mêmes déformations (bandes de pliage, granulation...) que les silicates coexistants et participent avec eux à la constitution de la matrice.

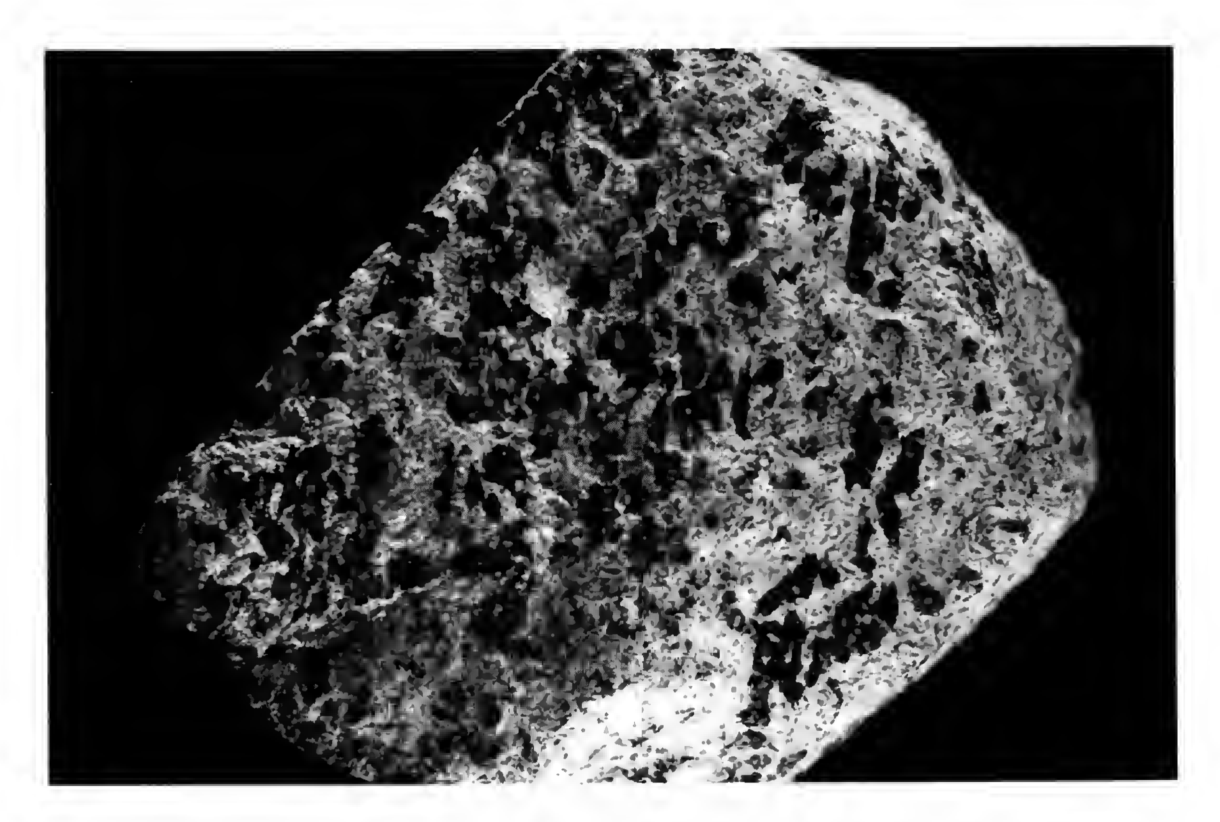


Fig. 1. — Échantillon de péridotite riche en amphibole (cristaux noirs) du gisement de Caussou. Grandeur naturelle.

Un caractère particulier à ces péridotites réside dans le fait que leur rapport Opx/Cpx demeure voisin ou inférieur à 1, quelles que soient les variations de la teneur en olivine. Plus précisément, le mode calculé dans les deux échantillons 70-116 et 70-118, représentatifs de la composition moyenne des lherzolites, s'établit à : 63-66 % olivine, 16-17 % orthopyroxène, 15-18 % clinopyroxène, 2-3 % spinelle. Relativement aux péridotites des autres gisements, la composition minéralogique de ces roches tend vers celles de wehrlites (fig. 2).

Outre le mode et la présence des grands cristaux d'amphibole disséminés, on relèvera encore comme inusuels deux autres caractères minéralogiques. Le clinopyroxène, légèrement verdâtre, dépourvu de toute exsolution, est le plus souvent en cristaux équants, à bords fréquemment rectilignes, parfois grossièrement rectangulaires, d'une taille égale ou supérieure à celle des olivines et orthopyroxènes. Le spinelle, bien que pour sa plus grande part en plages interstitielles (jusqu'à 1 mm), forme des inclusions automorphes ou subautomorphes relativement fréquentes, non seulement dans les orthopyroxènes, mais également dans l'olivine. Dans les orthopyroxènes, où il est parfois accompagné de petits grains arrondis d'olivine, le spinelle possède une couleur brune (« type picotite ») différente de celle, vert olive, des plages interstitielles. En revanche, dans l'olivine des mêmes échantillons le spinelle a la même

teinte que dans les interstices. D'autre part, dans certaines des péridotites du même gisement, plus riches en olivine, moins riches à la fois en Opx et Cpx, le spinelle, qu'il soit interstitiel ou en inclusions dans l'olivine ou l'Opx, possède partout la même couleur brune, homogène. On pourrait en conclure que la modification de composition du spinelle interstitiel dans certaines des parties du gisement accompagne un épisode de recristallisation relativement précoce qui affecte principalement l'olivine. Les données chimiques sont ici insuffisantes ; l'on notera seulement que ce type de modification de la phase riche en alumine en fonction de ses relations avec les autres phases est similaire à celle observée dans les péridotites au contact des filons à amphibole.

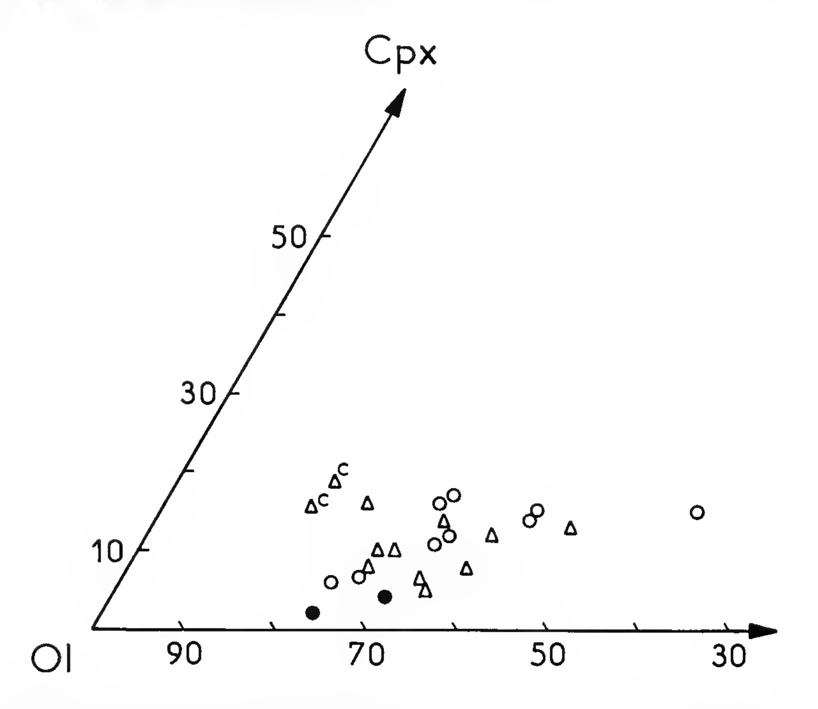


FIG. 2. — Variations du mode (poids %) des péridotites à spinelle dans les complexes de lherzolites de l'Ariège. En blanc : lherzolites ; en noir : harzburgites. Cercles : péridotites du gisement de Lherz ; triangles : autres gisements. C : péridotites de Caussou.

Le caractère hétérogène de la composition du spinelle est encore souligné par le fait que les marges des plages interstitielles acquièrent fréquemment une teinte brunâtre qui se développe parfois à l'intérieur même des grains, sous forme de plages à limites diffuses. Ces modifications sont sans relations directes avec l'existence des grands cristaux d'amphibole présents dans la paragenèse. Elles sont probablement liées aux transformations tardives, postérieures à la déformation plastique, que nous décrirons plus loin. En effet, l'amphibole n'entretient aucune relation privilégiée avec le spinelle interstitiel. Dans le cas général, elle cristallise seule dans les interstices. Néanmoins, quelques-unes de ces plages englobent partiellement ou incluent du spinelle dont les caractères optiques sont identiques à ceux du spi-

nelle interstitiel. La phase hydratée peut également contenir des grains xénomorphes d'olivine et de pyroxènes, mais ces inclusions sont relativement rares et l'amphibole ne possède en aucune façon une texture poecilitique. Aucune réaction particulière n'apparaît en outre entre l'amphibole et ces phases. En bref, les relations de la phase hydratée avec les phases anhydres coexistantes sont ici identiques à celles observées dans les péridotites des autres gisements.

Les péridotites riches en amphibole

Dans les zones de concentration de l'amphibole, la distribution particulière de cette phase dans les péridotites se traduit, à l'échelle de l'échantillon, par le passage très rapide de « veines » de quelques centimètres de puissance, constituées de harzburgites à amphibole (au moins 30 % d'amphibole), à des lherzolites où la phase hydratée n'est pas en quantité plus importante que dans les lherzolites de la masse du gisement.

La paragenèse des harzburgites à amphibole correspond à celle définie par Green et Ringwood (1967) sous le terme d' « ampholite » (Ol + Opx + Amph). Cette paragenèse et les lherzolites immédiatement encaissantes ont été affectées par des déformations et des recristallisations de degré plus élevé que dans la masse du gisement. La matrice, à laquelle participe l'amphibole, est en quantité plus importante, l'étirement des porphyroclastes d'olivine, orthopyroxène et amphibole, très prononcé, et ces minéraux s'interpénètrent très profondément. En dépit de son abondance, l'amphibole conserve les mêmes caractères optiques et les mêmes relations avec les autres phases que dans les lherzolites. Les inclusions de silicates, quoique plus fréquentes, ne donnent lieu à aucune réaction de contact systématique sinon à une corrosion parfois accentuée de l'olivine et de l'orthopyroxène. De minces couronnes réactionnelles, essentiellement constituées d'une double bande de minces lattes d'Opx, « en dents de cheval », apparaissent pourtant parfois au contact de l'amphibole et de l'olivine. On verra plus loin qu'elles résultent des transformations tardives déjà évoquées.

Les harzburgites à amphibole peuvent contenir de rares grains résiduels, de petite taille, de clinopyroxène fortement corrodé, de teinte nettement verdâtre. En revanche, le spinelle, plages interstitielles ou inclusions, n'a pas été observé. Il ne subsiste dans la roche que sous forme de fins granules vert-olive à brun prononcé dans la matrice située au contact immédiat des porphyroclastes d'amphibole ou bien inclus dans celle-ci, aux bords des cristaux. La phase hydratée contient dans ces paragenèses de rares et fines paillettes de phlogopite situées dans les clivages.

Généralement, les lherzolites immédiatement adjacentes aux harzburgites à amphibole ont un mode très voisin de celui relevé dans les péridotites de type 70-116, caractérisé par des teneurs élevées en olivine et clinopyroxène, un faible rapport Opx/Cpx. De plus, les inclusions de spinelle dans les silicates y sont conservées. L'amphibole, en plages interstitielles de dimension variable, est néanmoins sensiblement plus abondante. Dans les rares péridotites de composition intermédiaire entre ces lherzolites et le faciès « ampholite », l'augmentation de la quantité d'amphibole s'accompagne d'une rapide diminution du clinopyroxène et surtout du spinelle. La plus grande partie de ce dernier est alors englobée, en plages xénomorphes, dans la phase hydratée.

De façon plus générale, les variations très rapides, parfois brutales, de la composition minéralogique des péridotites dans les zones de concentration de l'amphibole sont dominées

par une relation très sensible entre l'abondance de l'amphibole et celle du clinopyroxène et du spinelle, suggérant que la cristallisation de la phase hydratée résulte d'une réaction : clinopyroxène + spinelle + phase fluide aqueuse = amphibole.

Cependant, quel que soit leur mode, les péridotites des zones de concentration de l'amphibole se distinguent des lherzolites à spinelle encaissantes par les caractères optiques du clinopyroxène et du spinelle. Bien que les inclusions automorphes de spinelle dans les pyroxènes y soient d'un même brun « picotite » homogène, les plages interstitielles, les grains xénomorphes englobés dans l'amphibole, ainsi que les très rares inclusions automorphes dans l'olivine sont ici d'un brun ou d'un brun-vert foncé, parfois presque opaque. L'hétérogénéité de composition des plages interstitielles est en outre particulièrement prononcée, se manifestant par de très rapides variations de teintes, d'un cristal à l'autre ou dans un même grain. Enfin, le clinopyroxène souvent fortement corrodé possède une teinte nettement plus verdâtre que dans les lherzolites de la masse du gisement.

En bref, aux modifications du mode, s'ajoute dans la zone adjacente aux concentrations amphiboliques une modification de la composition initiale des phases, dont nous verrons plus loin qu'elle se traduit essentiellement par un enrichissement en chrome aux dépens de l'alumine. Ces recristallisations sont tout à fait indépendantes des transformations tardives, « secondaires », qui affectent les péridotites des mêmes zones.

3. Les transformations tardives

Dans la plupart des échantillons de péridotites des zones de concentration de l'amphibole, et plus rarement les lherzolites encaissantes, la paragenèse est partiellement et très localement transformée de façon particulière. Les transformations se propagent à partir de fissures généralement rectilignes, d'orientation quelconque, traversant indifféremment les divers porphyroclastes. Elles affectent en tout premier lieu les clinopyroxènes et, dans une moindre mesure, les spinelles. Le premier stade de la transformation se traduit, au seul contact immédiat de la fissure, par la cristallisation de gouttelettes ou de petites plages maclées de plagioclase dans le Cpx, en même temps que dans les clivages de celui-ci apparaît une hornblende brun pâle, accompagnée de fins granules de carbonates. La masse du cristal n'est en rien modifiée, de même que les autres phases de la roche.

Dans les zones où les fissures sont plus abondantes, les clinopyroxènes sont très profondément corrodés, souvent réduits à des « lambeaux » et remplacés, dans leur masse, par la hornblende brun pâle. Les cristaux sont en outre criblés de gouttelettes de plagioclase, d'inclusions fluides et de nombreux petits grains de carbonates. Ce type de transformation conduit à la formation d'agrégats très fins constituant une « matrice » à texture amiboïde à l'emplacement des clinopyroxènes préexistants. Plus rarement dans le clinopyroxène partiellement remplacé par l'amphibole, se développent de larges lamelles à bords nets, de même orientation optique, d'un second clinopyroxène dont la biréfringence diffère de celle du cristal-hôte. Dans les mêmes zones, le spinelle interstitiel est fortement corrodé, entouré d'un liseré brunâtre, parfois désagrégé en petits granules noyés dans la matrice amiboïde. Les cristaux de pargasite acquièrent souvent sur leurs marges une teinte brun pâle ou verdâtre qui peut gagner la totalité des plages. Enfin, entre les porphyroclastes d'olivine et d'amphibole, il se développe fréquemment de minces couronnes continues ou discontinues

formées d'une double bande de cristaux accolés « en dents de cheval » d'orthopyroxène auquel peuvent se mêler quelques grains d'olivine, de plagioclase ou de carbonates. Ces couronnes réactionnelles, absentes dans la roche « fraîche », ne sont pas limitées au contact de l'olivine et de l'amphibole. Elles apparaissent tout aussi bien au contact des porphyroclastes d'olivine avec la matrice amiboïde. De plus, les mêmes associations où prédominent l'Opx emplissent des microveinules rectilignes qui traversent à l'emporte-pièce certains parmi les plus grands des cristaux d'olivine, et s'ennoient à l'extérieur de ceux-ci dans la matrice secondaire interstitielle. Il est donc clair que la cristallisation de ces associations, en particulier des couronnes réactionnelles d'orthopyroxène, est contemporaine d'un épisode de recristallisation locale des péridotites, postérieur à la déformation plastique.

Les recristallisations appartenant à cet épisode tardif résultent très probablement de l'injection dans les fissures des péridotites, de solutions exogènes dont la nature chimique peut être directement déterminée grâce aux paragenèses qui emplissent quelques rares veinules présentes dans les zones transformées. Certaines de celles-ci, parmi les plus larges (1 à 2 mm), sont occupées par un agrégat à grain fin, à texture « en puzzle », formé d'un fond de quartz associé à un peu de plagioclase et parsemé d'une multitude de très petits cristaux de spinelle vert pâle à incolore et de phases opaques. Latéralement, dans les renflements de la veinule, le centre de celle-ci est uniquement empli de quartz en grains xénomorphes engrenés, de taille relativement importante, tandis qu'aux épontes se développent des plages de scapolites. Latéralement encore, les scapolites peuvent constituer le fond de la veinule, incluant alors quartz, spinelle vert pâle et phases opaques. D'autres veinules, plus minces sont uniquement occupées par un agrégat quartzo-feldspathique où le plagioclase devient prédominant et auquel sont associées de rares plages de carbonates. Les transformations des minéraux de lherzolites au contact de ces veinules sont identiques à celles qui se développent le long des fissures de la roche. On notera tout particulièrement que des couronnes continues, bien exprimées, d'orthopyroxène « en dents de cheval » entourent les olivines.

De l'ensemble de ces observations on peut déduire que les recristallisations et remplacements qui affectent localement les péridotites de Caussou, postérieurement à l'épisode principal de leur déformation, sont dus à l'injection tardive de solutions hydratées et carboxylées, riches en silice et éléments feldspathiques. Ces transformations affectent des roches particulièrement fraîches, c'est-à-dire dépourvues de toute serpentinisation. Elles appartiennent donc à un épisode distinct de celui qui conduit aux altérations « classiques » des péridotites. Elles sont en fait identiques à celles observées très localement dans les lherzolites également non serpentinisées de quelques autres gisements où elles sont également en relation étroite avec la présence de microveinules contenant plagioclase et carbonates.

Un type de transformation tout à fait inhabituel a cependant été observé dans une péridotite à amphibole de Caussou, dans une seule des nombreuses lames minces taillées dans ces roches. La paragenèse « primaire » de la roche y est découpée par une zone centimétrique occupée par un agrégat à grain très fin de carbonates, plagioclases et phyllites incolores, contenant des plages xénomorphes corrodées de sapphirine (détermination aux R.X.). Ce fond inclut des petits grains automorphes zonés, constitués d'un noyau de spinelle brun foncé entouré d'un spinelle vert pâle, lui-même parfois couronné d'un mince liseré de sapphirine. Un grand cristal d'amphibole situé au contact de cette zone est très fortement corrodé et partiellement remplacé par la sapphirine qui se propage le long des clivages. De plus, l'olivine située en bordure de la zone s'entoure d'une couronne réactionnelle d'Opx

« en dents de cheval ». Seul l'orthopyroxène « primaire » ne montre aucune trace de transformation ou de corrosion.

La présence de sapphirine indique que ce type de recristallisation, bien que postérieure à la déformation plastique, est intervenu à des températures relativement élevées. On peut également envisager que la formation de la paragenèse à sapphirine est contemporaine de l'injection des veinules quartzo-feldspathiques. La sapphirine se développerait alors essentiellement par réaction des solutions riches en silice avec l'amphibole et le spinelle préexistants, réaction susceptible d'intervenir, en présence d'eau, à une température minimale de 750°C (voir Monchoux, 1972). Ce type de transformation accompagnerait donc l'épisode de recristallisation partielle des complexes ultramafiques au moment de leur mise en place dans les niveaux inférieurs de la croûte, entre 20 et 30 km de profondeur ; soit dans les conditions proposées par Monchoux (1972) pour expliquer la formation des paragenèses à sapphirine observées au contact des lherzolites de certains des gisements de l'Ariège. Le caractère exceptionnel de la cristallisation de sapphirine dans les péridotites de Caussou proviendrait de ce que la réaction adéquate ne peut se produire qu'au contact des solutions, injectées très localement, avec l'amphibole et le spinelle de la paragenèse préexistante alors que, précisément, la phase riche en alumine est généralement absente dans les zones de concentration de la phase hydratée.

4. Les veines d'amphibolite

Les caractères optiques des amphiboles qui constituent les veines d'amphibolite sont très voisins de ceux relevés dans les péridotites encaissantes, harzburgites ou lherzolites. Aucun autre minéral, sinon des traces de phlogopite, n'accompagne la phase hydratée. La roche est néanmoins traversée en tous sens de veinules exclusivement emplies de carbonates. La texture est porphyroclastique, une abondante matrice, à grain parfois très fin, à texture « en puzzle », se développant aux dépens des mégacristaux initiaux. L'invasion par les carbonates est postérieure à cet épisode de déformation, probablement contemporain de la bréchification qui affecte localement la paragenèse.

L'existence de veines d'amphibolite, les relations des lherzolites à spinelle avec les péridotites riches en amphibole, ainsi que l'identité des caractères optiques de ce minéral dans ses diverses paragenèses, témoignent que, dans celles-ci, la phase hydratée s'individualise à partir d'un même liquide injecté dans la masse péridotitique. Elle cristallise antérieurement à la fin de l'épisode majeur de déformation plastique et postérieurement à la constitution du litage, dans le domaine de stabilité des lherzolites à spinelle[1], soit au cours d'un même événement que les filons du faciès hydraté dans d'autres gisements.

A ce caractère commun d'ordre général s'ajoute le fait que les amphiboles de Caussou possèdent des caractères optiques identiques ou voisins, non seulement de ceux des amphiboles disséminées dans les lherzolites des autres gisements mais des caractères optiques de l'amphibole dans nombre des filons discordants. Ces seuls faits suffisent à soulever le problème d'une éventuelle origine commune des liquides qui donnent naissance d'une part aux pyroxénites et amphibolites du faciès hydraté, d'autre part à l'amphibole interstitielle dans les formations litées.

1. Contrairement à une assertion précédente (Conquéré, 1971).

5. Compositions chimiques globales
(Tabl. I)

En raison de leur mode particulier, les lherzolites qui forment la masse du gisement de Caussou sont, à teneurs égales en MgO, les plus riches en CaO, Na_2O et TiO_2 des péridotites massives analysées dans les autres complexes de l'Ariège, leur rapport MgO/FeO demeurant parmi les plus faibles.

Tableau I. — Compositions chimiques globales des péridotites du gisement de Caussou.

	1	2	3	4	5	6	7	8
Références	70.118	70.116	70.195A	70.195B	70.195C	HA		74.275
SiO_2	43.10	44.10	43.20	43.54	43.60	43.0	40.6	40.80
TiO_2	0.23	0.40	0.60	0.70	0.65	1.0	4.1	4.98
Al_2O_3	3.00	2.83	3.04	3.18	3.50	5.0	14.7	13.42
Cr_2O_3	0.33	0.32	0.33	0.35	0.35	0.3	0.1	0.18
Fe_2O_3	2.66	2.23	1.81	2.85	3.01	3.0	-	1.91
FeO	5.90	6.64	6.62	5.68	5.47	5.3	7.4	3.16
NiO	0.39	0.42	0.29	0.25	0.27	0.3	-	0.20
MnO	0.13	0.10	0.12	0.14	0.13	-	-	0.06
MgO	39.20	38.96	36.50	38.30	35.40	37.0	18.6	18.38
CaO	3.22	3.80	4.90	4.05	4.68	3.8	9.8	9.80
Na_2O	0.46	0.39	0.69	0.74	0.86	1.0	3.6	2.87
K_2O	tr.	0.09	0.15	0.20	0.21	0.3	1.1	1.65
P_2O_5	tr.	tr.	tr.	tr.	tr.	-	-	-
P.F.	0.50	0.57	1.04	0.60	1.00	-	-	1.84
H_2O^-	0.10	0.17	0.24	0.10	-	-	-	0.14
Total	99.12	100.85	99.29	100.58	99.13	100.0	100.0	99.25
MgO/FeOtotal	4.73	4.50	4.42	4.64	4.33	4.63	2.51	3.77

Anal. 1 et 2 : lherzolites à spinelle (mode calculé : 63-66 % Ol ; 16-17 % Opx ; 15-18 % Cpx ; 2-3 % Sp). *Anal. 3 à 5* : échantillons de péridotites riches en amphibole (mode calculé : 50-58 % Ol ; 17-20 % Amph ; 16-20 % Opx ; 6-13 % Cpx). *Anal. 6* : composition calculée des harzburgites à amphibole («faciès ampholite ») sur la base du mode : 53 % Ol + 30 % Amph + 15 % Opx. *Anal. 7* : composition calculée du liquide ayant donné naissance à l'amphibolite 70-228. *Anal. 8* : veine de lherzite à phlogopite dans lherzolite à spinelle du gisement de Lherz. (Analyste : S. Barbier, Muséum.)

Les analyses des péridotites riches en amphibole (70-195 A, B, C) ne sont représentatives que des compositions d'échantillons très hétérogènes, dans lesquels paragenèses lherzolitiques et harzburgitiques passent très rapidement des unes aux autres. Peu de conclusions peuvent être ainsi tirées de la comparaison de ces compositions avec celles des lherzolites

encaissantes, sinon que les seules différences significatives portent sur les teneurs en alcalins et titane. La composition globale de la paragenèse « ampholite » calculée sur la base du mode approximatif (55 % Ol, 15 % Opx, 30 % Amph) et de la composition des phases (voir plus loin) permet cependant de préciser que les réactions entre liquide injecté et paragenèse péridotitique préexistante se traduisent sur le plan des compositions globales, non seulement par une augmentation des teneurs en titane et alcalins mais par celle de l'alumine. Ce résultat n'est pas *a priori* incompatible avec l'hypothèse formulée par CONQUÉRÉ (1971*a*) que la cristallisation de l'amphibole au sein de la péridotite résulte de recristallisation intervenant *in situ* en présence d'une phase aqueuse enrichie en Ti, Na et K. L'enrichissement en Al résulterait alors d'une extraction sélective de cet élément des phases des lherzolites immédiatement adjacentes. Néanmoins, la seule existence des veines d'amphibolite suffit à repousser cette hypothèse.

6. COMPOSITION DES PHASES MINÉRALES

Les phases anhydres (tabl. II)

Les compositions des olivines et pyroxènes des lherzolites qui forment la masse du gisement de Caussou ne se distinguent de celles des mêmes minéraux dans les lherzolites des autres gisements de l'Ariège que par des teneurs en Al, Ti et Na relativement élevées, parmi les plus fortes relevées dans ces roches. Les paramètres du spinelle interstitiel (a : 8,119 Å ; n : 1,788) sont très voisins de ceux du pléonaste chromifère de la lherzolite 72-443 B du gisement de Lherz (CONQUÉRÉ, 1978).

Dans les lherzolites immédiatement adjacentes aux « veines » de harzburgite riche en amphibole, le clinopyroxène est nettement moins riche en alumine et, dans une moindre mesure, en sodium, plus riche en chrome. La mesure des paramètres du spinelle coexistant indique une même évolution chimique, cette phase ayant une composition de picotite. Les paramètres varient cependant sensiblement d'un grain à l'autre (a_{moyen} : 8,164 Å ; n_{moyen} : 1,890). Autrement dit, au contact immédiat des zones riches en amphibole, clinopyroxènes et spinelle tendent vers des compositions voisines de celles relevées dans les harzburgites massives de Lherz (type 71-325). Cependant, le clinopyroxène, en dépit de l'acquisition de caractères chimiques « réfractaires », possède une teneur en TiO_2 semblable à celle du diopside des péridotites encaissantes et son rapport mg est même inférieur. Par ailleurs, la composition des olivines et des orthopyroxènes demeure quasi identique à celle de ces phases dans les lherzolites de la masse du gisement.

Les amphiboles (tabl. III)

Les amphiboles ont été analysées à la microsonde ou par voie humide dans les trois paragenèses distinguées dans le gisement de Caussou : dans les interstices des lherzolites à spinelle (type 70-118), dans les péridotites riches en amphibole (type 70-195) et dans les veines d'amphibolite (72-228).

Dans ces trois paragenèses, les amphiboles ont des compositions remarquablement voisines de pargasite titanifère. Les seules différences significatives portent sur les teneurs en

TABLEAU II. — Compositions des phases anhydres dans la lherzolite à spinelle (70-118) et la péridotite riche en amphibole (70-195) du gisement de Caussou. (Analyste : S. BARBIER, Muséum.)

Référence	70.118			70.195		
	Ol	Opx	Cpx	Ol	Opx	Cpx
SiO_2	40.46	52.36	51.10	40.76	53.04	51.04
TiO_2	0.08	0.30	0.70	0.17	0.30	0.72
Al_2O_3	0.08	3.60	7.00	0.60	3.25	4.70
Cr_2O_3	-	0.36	0.80	0.14	0.18	1.10
Fe_2O_3	-	1.90	1.02	-	2.65	1.58
FeO	9.14 (1)	5.68	1.70	9.07 (1)	4.82	1.70
NiO	0.38	n.d.	n.d.	0.50	n.d.	n.d.
MnO	0.13	tr.	0.07	0.12	0.14	0.07
MgO	49.80	34.60	15.35	47.50	34.50	15.78
CaO	0.20	0.63	20.50	-	0.78	20.60
Na_2O	-	0.10	2.06	-	0.15	1.75
K_2O	-	-	0.06	-	-	tr.
P_2O_5	-	-	-	-	-	-
P.F.	0.38	0.25	0.50	1.10	0.80	0.70
H_2O^-	0.08	-	0.20	0.14	0.20	0.18
	------	------	------	------	------	------
Total	100.65	99.78	100 86	99.96	100.61	99.74

(1) Tout Fe en FeO

FORMULES STRUCTURALES

Référence	70.118			70.195		
	Ol	Opx	Cpx	Ol	Opx	Cpx
Si	0.989	1.846	1.847	1.007	1.850	1.875
Al^{IV}	0.002	0.148	0.153	0.018	0.134	0.125
Al^{VI}			0.145			0.078
Ti	0.001	0.008	0.020	0.003	0.008	0.020
Cr	-	0.010	0.022	0.003	0.004	0.031
Fe^{3+}	-	0.050	0.028	-	0.069	0.044
Fe^{2+}	0.187	0.165	0.052	0.187	0.140	0.053
Ni	0.007	-	-	0.010	-	-
Mn	-	-	-	-	0.004	-
Mg	1.814	1.788	0.828	1.750	1.794	0.864
Ca	0.005	0.023	0.793	-	0.029	0.811
Na	-	0.006	0.143	-	0.010	0.124
K	-	-	-	-	-	-
	-----	-----	-----	-----	-----	-----
Total	3.005	4.044	4.031	2.978	4.042	4.025
100xCa/Ca+Mg	-	1.3	48.9	-	1.6	48.4
100xMg/Mg+Fe	90.7	89.3	91.2	90.3	89.6	89.9

TABLEAU III. — Composition des amphiboles.

Références	70.118[a]	70.195	70.195[a]	70.228	74.275
SiO_2	42.32 (41.92-43.49)	41.54	42.02	41.52	41.72
TiO_2	3.66 (2.85-4.11)	3.20	4.50	3.40	4.90
Al_2O_3	13.92 (13.53-14.83)	13.90	13.20	13.80	14.00
Cr_2O_3	0.69 (0.46-0.78)	0.80	0.70	0.32	0.16
Fe_2O_3	-	3.00	-	3.31	1.50
FeO	3.36[b] (5.02-5.79)	2.80	5.36[b]	3.55	3.80
NiO	nd	nd			0.09
MnO	-	0.04		-	
MgO	17.14 (16.76-17.72)	17.73	16.76	17.50	16.90
CaO	17.70 (11.30-12.23)	11.80	11.63	11.50	10.60
Na_2O	3.85 (3.72-4.01)	3.10	3.10	3.25	2.96
K_2O	0.04 (0.02-0.09)	1.05	1.10	0.87	1.29
H_2O^+	nd	1.00		0.50	1.50
H_2O^-	nd	0.10		0.04	0.14
Total	98.68	100.06	98.37	99.56	99.56

Formules structurales (sur 23 O)

	70.118	70.195	70.195	70.228	74.275
Si	6.012	5.899	6.018	5.904	5.962
Al^{IV}	1.988	2.101	1.982	2.096	2.038
Al^{VI}	0.343	0.230	0.246	0.219	0.320
Ti	0.391	0.341		0.367	0.527
Cr	0.077	0.085	0.079	0.034	0.018
Fe^{3+}	-	0.324	-	0.350	0.161
Fe^{2+}	0.637	0.333	0.642	0.419	0.454
Ni	-	-			0.010
Mn	-	-			
Mg	3.629	3.756	3.577	3.708	3.600
Ca	1.781	1.793	1.785	1.751	1.632
Na	1.059	0.854	0.861	0.897	0.820
K	-	0.188	0.201	0.154	0.235
Total	15.917	15.904	15.875	15.899	15.768
100xMg/Mg+Fe	85.1	85.1	84.8	82.8	85.4

70-118 : lherzolite à spinelle (Caussou). 70-195 : péridotite riche en amphibole (Caussou). 70-228 : veine d'amphibolite (Caussou). 74-275 : veine de lherzite à phlogopite (Lherz).

(a) Compositions moyennes déterminées à partir d'analyses à la microsonde électronique ; entre parenthèses : écarts maxima mesurés. (Analystes : AZAMBRE et RÉMY, Pétrographie Paris VI). (b) Tout Fe en FeO.

chrome et en potassium aux deux pôles de la concentration de la phase hydratée dans la masse péridotitique : l'amphibole disséminée en rares plages interstitielles dans les lherzolites à spinelle est en effet caractérisée par de très basses teneurs en K, tandis que dans les veines d'amphibolite, elle possède une teneur en Cr nettement inférieure.

On soulignera que dans l'amphibolite et la péridotite 70-195, l'amphibole a été analysée par voie humide et que la composition déterminée représente ainsi la composition moyenne de la phase hydratée dans ces paragenèses. Dans celles-ci, les variations éventuelles de composition de l'amphibole d'un grain à l'autre n'ont donc pas été mesurées. Cependant, un cristal séparé d'un autre échantillon de type 70-195 et analysé à la microsonde se révèle nettement plus riche en titane que ne l'indique la composition moyenne. Ou bien cette différence provient des deux méthodes distinctes d'analyse utilisées (sous-estimation de Ti dans les analyses réalisées par V. H.) ou bien, au moins concernant Ti, de réelles variations de composition d'une plage à l'autre dans cette paragenèse. Tel est effectivement le cas dans les lherzolites de type 70-118 où l'analyse à la microsonde de quatre plages interstitielles dans une même lame mince indique, d'un grain à l'autre, des différences substantielles des teneurs en titane alors que la composition dans chaque cristal demeure relativement homogène.

7. Discussion

Bien qu'encore très largement insuffisantes, les analyses réalisées dans les formations litées de gisements distincts, conduisent à plusieurs observations d'ordre général :

a — Si l'on tient compte du fait que les caractères optiques des amphiboles analysées sont très voisins, et que ces caractères sont dans le cas général ceux de la phase hydratée dans les péridotites et pyroxénites « anhydres » des complexes de l'Ariège, on conclura que les amphiboles ont dans ces roches, quelle que soit leur concentration et le type de la paragenèse-hôte, une composition chimique « globale » voisine : celle de pargasites titanifères. Dans les roches considérées, les amphiboles auraient donc cristallisé à partir de liquides de compositions également peu différentes.

b — Les principales variations de composition des amphiboles dans les formations litées portent sur les teneurs en potassium et en chrome dont les variations semblent être en étroite relation avec l'abondance de la phase hydratée dans les roches : K augmente et Cr diminue quand la quantité d'amphibole augmente.

La composition de la pargasite dans les péridotites riches en amphibole de Caussou (70-195) fait cependant exception : l'amphibole y est à la fois relativement riche en potassium et chrome. La paragenèse de cette roche est néanmoins exceptionnelle. Les caractères chimiques de la phase hydratée résultent probablement dans ce cas du fait qu'une quantité importante de liquide a été injectée dans les interstices, provoquant une réaction qui se traduit par la disparition du diopside et du spinelle. La composition de l'amphibole serait donc fixée ici, à la fois par le volume du liquide injecté et par sa contamination par les phases riches en chrome préexistantes au cours de la cristallisation.

c — Les amphiboles interstitielles des formations litées ont une composition très voisine de celle des amphiboles dans certains des filons discordants. On relèvera tout particuliè-

rement que l'amphibole des veines d'amphibolite de Caussou ne diffère de la composition de la phase hydratée dans les veines de lherzite de Lherz (type 74-275) que par une teneur en Cr plus élevée, des teneurs en Ti et K plus faibles, caractères que l'on peut rapprocher du fait que dans 70-228, l'ilménite et la phlogopite n'apparaissent qu'en traces (tabl. III).

Plus généralement, la composition des amphiboles des filons du faciès hydraté prolongent vers des teneurs en Cr plus faibles, un rapport mg légèrement moins élevé, des teneurs en K et Ti plus fortes, l'évolution amorcée dans le gisement de Caussou, des amphiboles interstitielles des lherzolites aux veines d'amphibolite (fig. 3). Autrement dit, sur le plan des éléments considérés ici, dans leurs concentrations locales au sein des formations litées les amphiboles tendent vers des compositions intermédiaires entre celles des cristaux disséminés normalement dans la masse des péridotites et celles des amphiboles dans les filons discordants.

d — Les trois observations précédentes conduisent à formuler l'hypothèse que les amphiboles disséminées dans les lherzolites et pyroxénites des formations litées et dans lesquelles elles sont susceptibles de former des concentrations « accidentelles », ont cristallisé à partir de liquides individualisés au cours de la différenciation des paragenèses qui occupent les filons discordants. Ces liquides, très mobiles, ont été injectés de façon très hétérogène dans les interstices des péridotites et pyroxénites « anhydres », préalablement au dernier stade principal de recristallisation, c'est-à-dire dans des corps ultramafiques encore à température relativement élevée.

Cette hypothèse peut encore s'appuyer d'une part sur le fait que la teneur en titane des phases dans les lherzolites et pyroxénites, quel que soit leur type, est en étroite relation avec l'abondance locale de l'amphibole dans ces paragenèses, d'autre part sur les modifications minéralogiques de ces dernières au contact des filons du faciès hydraté, qui témoignent de la réalité d'une infiltration des péridotites litées par des liquides hydratés dérivés de la différenciation au sein des filons.

e — Dans l'hypothèse proposée, les variations de composition des amphiboles dans les formations litées dépendraient de l'importance des réactions intervenant entre les liquides interstitiels et les phases anhydres préexistantes, et de la composition initiale de la phase fluide. Concernant cette dernière nous avons conclu plus haut des analogies de composition des amphiboles, que les liquides injectés avaient probablement des compositions identiques ou voisines, au moins sur le plan des éléments majeurs. Les données recueillies dans le gisement de Caussou sont actuellement les seules qui, dans l'Ariége, permettent d'aborder ce problème.

Dans le gisement de Caussou, on ne peut douter que la composition chimique des veines d'amphibolite 70-228, c'est-à-dire de leur amphibole constituante, ne soit très voisine de celle du liquide à partir duquel cette paragenèse prend naissance, dans des zones très localisées de la masse ultramafique. Le problème est cependant de savoir si cette composition représente celle du liquide « primaire » injecté dans les péridotites ou celle d'un liquide dont la composition a été modifiée à la suite de réactions avec les phases anhydres préexistantes, réactions qui conduisent dans ce gisement à la constitution de la paragenèse « ampholite ».

La composition de 70-228 ne diffère que par ses teneurs en K, Cr et Ti de celle des veines de lherzite du gisement de Lherz (74-275) dont rien dans leurs relations avec les péridotites encaissantes ne permet d'envisager une contamination. C'est donc uniquement sur

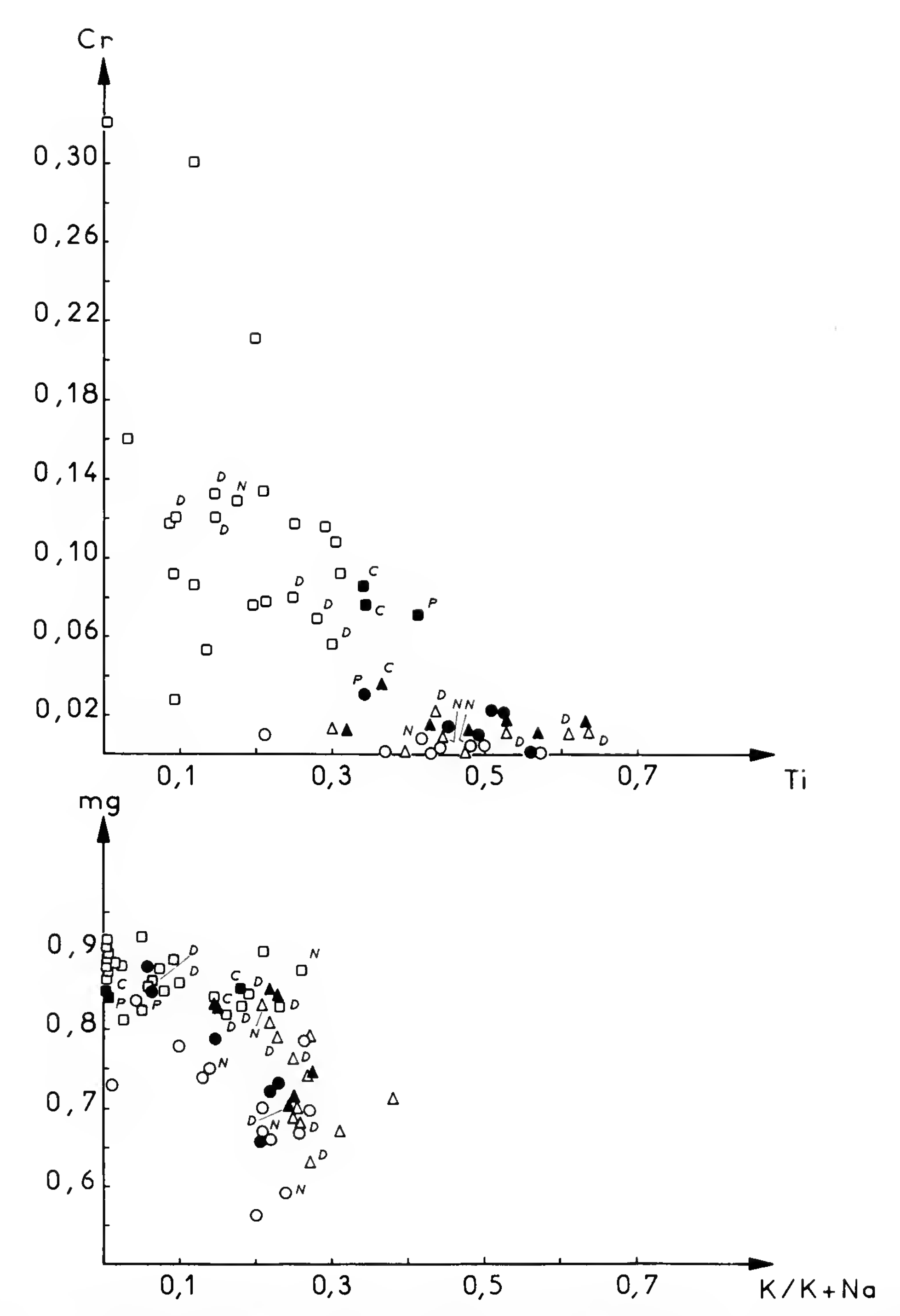


FIG. 3. — Composition des amphiboles dans les complexes ultramafiques de lherzolites à spinelle et les enclaves de basaltes alcalins. Symboles noirs : Ariège ; symboles blancs : autres gisements. Carrés : lherzolites à spinelle ; cercles : pyroxénites ; triangles : lherzites. C = Caussou (Ariège) ; D = Dish Hill (Californie) ; N = Nunivak (Alaska) ; P = Prades (Ariège). Données : ce texte et AOKI et SHIBA (1973*b*), BEST (1970, 1975), EMBEY-ISZTIN (1976), FRANCIS (1976), GREEN (1964), MAC KENZIE (1960), MASON (1968), OBATA (1977), WILSHIRE *et al.*, (1971).

ces différences que peut se fonder l'hypothèse que, dans le gisement de Caussou, l'amphibolite a cristallisé à partir d'un liquide contaminé préalablement par réaction avec les phases des péridotites encaissantes. Ces réactions affectent, nous l'avons vu, seulement, ou principalement, le clinopyroxène et le spinelle des lherzolites qui, dans le cas extrême, disparaissent totalement de la paragenèse initiale, l'assemblage recristallisé ayant alors la composition d'une harzburgite contenant environ 30 % d'amphibole. Si on admet que la composition de l'amphibolite 70-228 représente celle d'un liquide modifié par l'addition des éléments contenus dans les Cpx et Sp des lherzolites, la composition approximative du liquide primaire peut en être déduite, par extraction des mêmes éléments. Le calcul indique alors que même si 20 % d'un mélange de clinopyroxène et spinelle, dans les proportions que ces deux phases occupent dans les lherzolites, sont extraits de la composition de 72-228, celle-ci conserve une composition de néphélinite mélilitique, seules étant notablement modifiées les teneurs en Ti, Na et K (plus élevées) et les teneurs en Cr (plus faibles) (tabl. I, Anal. 7). Cette composition est effectivement alors très voisine de celles des veines de lherzites de Lherz (tabl. I, Anal. 8).

8. Comparaison avec d'autres gisements

Des seules descriptions des paragenèses dans tous les gisements étudiés, complexes ou enclaves des basaltes alcalins, on peut tirer la conclusion que l'amphibole interstitielle est normalement présente, en quantité variable, généralement mineure, dans le faciès lherzolite à spinelle. L'amphibole devient même un élément majeur (jusqu'à 50 %) dans les mylonites de lherzolite à spinelle de Saint Paul's Rocks (Tilley, 1947 ; Melson *et al.*, 1967) dans lesquelles elle cristallise antérieurement aux déformations. Dans le même gisement, des lits interstratifiés de « mylonites à hornblende brune » ont également été décrits. Ce sont des pyroxénites à magnésio-hastingsite titanifère et biotite, riches en apatite, dont la composition chimique très particulière s'apparente à celle de l' « avezacite » décrite par Lacroix (1901) dans les Hautes-Pyrénées où cette roche semble également étroitement associée à une lherzolite.

Dans les autres complexes, des filons de pyroxénites à amphibole qui pourraient être comparés à ceux de l'Ariège, n'ont été succintement décrits que dans le complexe de Balmuccia (Lensch, 1976). En revanche, ainsi que nous l'avons déjà signalé, dans quelques-uns des gisements d'enclaves, les lherzolites à spinelle sont directement associées à des pyroxénites à amphibole et plus fréquemment encore à des lherzites. Les amphiboles de ces échantillons composites n'ont cependant été analysées dans leurs différentes paragenèses que dans deux des gisements : Dish Hill (Californie) et Nunivak (Alaska). Dans le cadre de notre discussion, les données respectivement fournies par Wilshire *et al.* (1971), Wilshire et Trask (1971) et Francis (1976) méritent d'être rappelées dans quelque détail.

Les enclaves composites : données et discussion

Les amphiboles des enclaves de Dish Hill

Dans certains des nodules de ce gisement les faces planes, parfois courbes, qui limitent les échantillons de lherzolite à spinelle, sont tapissées d'amphibolites à phlogopite et apatite. Ces encroûtements sont parfois le départ de microveinules de même composition qui pénètre

dans la masse des péridotites et se résolvent finalement en plages interstitielles entourant fréquemment le spinelle. Pour WILSHIRE et TRASK (1971), préalablement à leur incorporation dans la lave, les lherzolites sont parcourues par un réseau de veines d'amphibolite, la fracturation intervenant postérieurement.

L'analyse par WILSHIRE *et al.* (1971) des amphiboles dans leurs différentes relations structurales et texturales avec la paragenèse lherzolitique indique une évolution continue de leur composition des veines d'amphibolite aux plages interstitielles dans la péridotite : de kaersutite à pargasite, le rapport mg et la teneur en chrome augmentant fortement tandis que titane et potassium diminuent très notablement (fig. 3).

Les amphiboles des enclaves de Nunivak

Dans l'enclave composite étudiée par FRANCIS (1976), une lherzolite à spinelle traversée d'une veinule (quelques mm) de lherzite à phlogopite forme une intercalation, d'environ 1 cm d'épaisseur, entre une clinopyroxénite à grenat et une webstérite à spinelle contenant toutes deux de l'amphibole (proportions non indiquées par l'auteur). Les amphiboles des pyroxénites et de la lherzite conservent, quel que soit leur rapport mg, des teneurs élevées en titane (pargasite titanifère et kaersutite) et demeurent très pauvres en chrome. L'amphibole interstitielle de la lherzolite possède, ici encore, un rapport Cr/Ti beaucoup plus élevé mais se distingue de celle de Dish Hill par une teneur en potassium nettement plus forte, du même ordre que dans les pyroxénites ou la lherzite associées (fig. 3).

Les relations de la phase hydratée avec les phases anhydres et les variations de composition chimique des amphiboles sont interprétées de façon très différente par WILSHIRE *et al.* (1971) et par FRANCIS (1976). Pour WILSHIRE *et al.*, ces variations résultent de réactions secondaires intervenant entre la basanite et l'amphibole après désagrégation des blocs dans le conduit volcanique. La composition initiale de l'amphibole serait donc celle d'une pargasite pauvre en fer et en titane, voisine de celle de l'amphibole interstitielle dans la péridotite. Cette conclusion est fondée, suivant ces auteurs, sur le constat qu'au sein même de la veine la composition de l'amphibole évolue du contact avec la lave encaissante jusqu'au contact avec la lherzolite, évolution prolongée dans le même sens (augmentation de mg et Cr, diminution de Ti et K) dans les veinules puis les plages interstitielles dans la lherzolite. En réalité, aucune modification nette de la composition des amphiboles n'apparaît dans la veine d'amphibolite sinon au contact immédiat de la péridotite. D'autre part, il existe une remarquable analogie entre les variations de composition de l'amphibole dans l'enclave composite de Dish Hill et l'évolution chimique amorcée dans l'Ariège, des lherzites aux cristaux interstitiels dans les lherzolites (fig. 3). Bien qu'il ne puisse être totalement exclu que la composition de l'amphibole de l'enclave ait pu être modifiée, au moins au contact immédiat de la basanite, ces observations suggèrent que les variations de composition de la phase hydratée résultent plutôt du contrôle exercé par la paragenèse péridotitique au cours de la cristallisation du liquide injecté dans les interstices de la lherzolite. L'amphibole formée dans le liquide « non contaminé » aurait alors une composition de kaersutite ou de pargasite titanifère voisine de celle des amphiboles dans certaines des concentrations lherzitiques de Lherz ou d'autres gisements [1].

1. La présence d'une quantité notable d'apatite dans l'amphibolite de Dish Hill témoigne probablement d'un degré de différenciation du liquide plus élevé que dans l'Ariège, avant son injection dans les lherzolites.

Pour Francis (1976), l'amphibole des différents types de roches qui constituent l'enclave composite de Nunivak se développe par remplacement des phases anhydres préexistantes, en présence d'un fluide qui fournit l'eau et les alcalins nécessaires et dont l'activité en silice est au moins celle d'une tholéiite à olivine. Cet auteur ne donne cependant aucune explication de l'individualisation de la veinule de lherzite à phlogopite qui traverse la lherzolite. D'autre part, les paragenèses à amphibole de cette enclave et la composition des phases anhydres ou hydratées qui les constituent sont identiques ou voisines de celles des filons de l'Ariège. Enfin, l'amphibole interstitielle de la lherzolite a une composition qui ne diffère de celle de la lherzolite de Dish Hill que par une teneur en potassium plus élevée, les quantités de Cr et Ti étant du même ordre.

Ces observations et les relations dans l'espace des paragenèses nous paraissent ici encore compatibles avec l'hypothèse que la composition de l'amphibole interstitielle de la lherzolite, dans la mesure même où elle montre le caractère particulier d'être à la fois riche en chrome et en potassium, résulte de réactions entre le liquide injecté et les phases anhydres de la péridotite. On relèvera à ce sujet que, suivant Francis, l'hypothèse que ce liquide n'est pas sous-saturé de façon critique, ou même est saturé en silice, est attestée par l'existence de couronnes réactionnelles d'orthopyroxène entre olivine et amphibole, analogues à celles décrites dans le gisement de Caussou. Il n'est donc pas impossible que, comme dans ce gisement, ces couronnes se développent postérieurement à la cristallisation des pargasites, en réaction à l'introduction tardive, dans les fissures, de solutions aqueuses riches en silice et éléments feldspathiques. Les figures de remplacement du clinopyroxène par l'amphibole présentées par Francis sont d'ailleurs remarquablement semblables à celles observées dans les parties transformées des péridotites de Caussou où une hornblende brun pâle, secondaire, envahit le diopside.

En résumé, des deux seules études réalisées dans des associations pétrographiques analogues à celles qui constituent localement certains des complexes de l'Ariège, il ressort les mêmes conclusions : l'amphibole interstitielle des lherzolites a cristallisé à partir de liquides fortement sous-saturés, individualisés en dernier lieu au cours de la différenciation des magmas hydratés dans lesquels cristallisent pyroxénites à amphibole et lherzites. Les variations de composition de l'amphibole résultent de réactions intervenant entre les liquides injectés et les phases anhydres des péridotites, réactions dont l'importance dépend du volume relatif des injections.

Les conclusions tirées des études précédentes ne peuvent cependant être extrapolées sans examen des variations de composition de l'amphibole disséminée dans les péridotites et pyroxénites litées en dehors de toute présence de paragenèses filoniennes riches en amphibole, ce qui constitue le cas général.

Les amphiboles interstitielles des lherzolites à spinelle : données et discussion

Les analyses réalisées dans des enclaves (Aoki et Shiba, 1973 ; Best, 1974) ou dans les complexes (Mac Kenzie, 1960 ; Green, 1964 ; Melson *et al.*, 1967 ; Conquéré, 1971 ; Obata, 1977 et 1980) indiquent que la très grande majorité des amphiboles interstitielles des lherzolites occupent le même domaine de composition, relativement étroit, que dans les péridotites des échantillons composites. Ce sont des pargasites ou des amphiboles pargasitiques dont les teneurs en chrome demeurent relativement élevées (fig. 3 et 4).

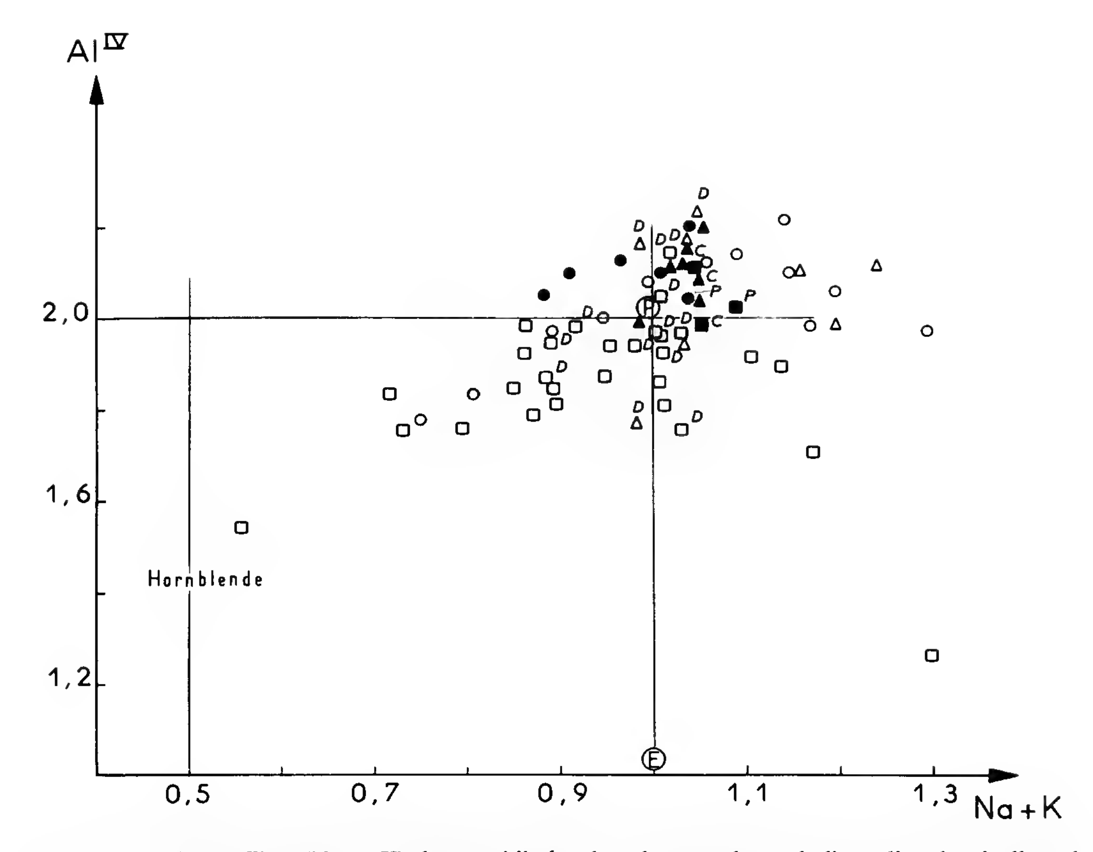


FIG. 4. — Variations Al^{IV}vs. (Na + K) des amphiboles dans les complexes de lherzolites à spinelle et les enclaves des basaltes alcalins. Mêmes symboles que pour figure 3.

Cependant, si les quantités de Cr (0,5 % à 1,9 %) et Ti (0,8 % à 3 %) sont comprises dans un intervalle comparable, les teneurs en potassium varient beaucoup plus largement : de traces à près de 1 %. De plus, certaines des amphiboles analysées s'écartent nettement de ce domaine de composition. C'est le cas de la hornblende riche en magnésium et en chrome de l'une des lherzolites de Lizard (GREEN, 1964) et de l'amphibole interstitielle de l'une des enclaves de Grand Canyon (BEST, 1974) qui est une édénite richtéritique, la plus riche en magnésium et chrome, la plus pauvre en titane des amphiboles analysées, tandis que le potassium demeure en quantités notables (0,3 %). Enfin, dans ces deux mêmes gisements, les amphiboles analysées dans d'autres échantillons de lherzolite montrent des compositions nettement différentes : pargasite relativement pauvre en Cr à Lizard, pargasite à la fois riche en Ti (1,2 %), en K (1,3 %) et en Cr (2,7 %) dans une enclave de Grand Canyon.

En bref, dans l'ensemble, les amphiboles interstitielles des lherzolites, ont pour seuls caractères communs un fort rapport mg et des teneurs en chrome relativement élevées. Ces dernières varient cependant dans un large intervalle au même titre que le titane et le potassium. Enfin et surtout, il n'existe aucune corrélation entre les teneurs en Cr, Ti et K de ces

amphiboles. Le modèle relativement simple proposé sur la base des analyses de la phase hydratée dans les échantillons composites ne peut ici expliquer ces variations. Deux hypothèses peuvent être avancées :

— les compositions des amphiboles sont déterminées à la fois par le volume relatif des liquides injectés, les variations de composition de ceux-ci, portant particulièrement sur les teneurs en potassium et titane, et par les variations de composition des phases anhydres préexistantes, tout particulièrement de leur teneur en chrome ; l'intervention de ces trois variables expliquerait la relative dispersion des compositions de la phase hydratée ;

— certaines des amphiboles analysées appartiennent à la paragenèse primaire lherzolitique, c'est-à-dire qu'elles ont cristallisé à partir de traces de liquides interstitiels localement conservés dans la masse ultramafique au cours de la ségrégation des péridotites. Dans ces liquides relativement enrichis en titane et alcalins, une faible activité de l'eau suffit pour que l'amphibole cristallise au-dessus du solidus dans un liquide en équilibre avec les quatre phases anhydres des lherzolites à spinelle (Mysen et Boettcher, 1975*a*). A 15 Kb, ces amphiboles ont des compositions de hornblendes pargasitiques très pauvres en potassium (Mysen et Boettcher, 1975*b*), proches par leurs caractères d'un grand nombre des amphiboles analysées dans les lherzolites ; la teneur en titane y est en outre du même ordre, la seule différence concernant les teneurs en Cr, relativement basses (0,2 % à 0,3 %). On notera que les amphiboles qui, dans les lherzolites, possèdent les caractères chimiques généraux des amphiboles dans les compositions naturelles expérimentées par Mysen et Boettcher, sont de teinte brun très pâle, presque incolore et ne forment en général que de rares cristaux interstitiels.

Un autre argument en faveur de l'origine primaire d'une partie de l'amphibole interstitielle dans les péridotites, et plus généralement dans les formations litées de lherzolites à spinelle, est fourni par la simple étude au microscope. Le premier point qui peut être interprété dans ce sens est que l'amphibole, de façon générale, est plus abondante dans les pyroxénites du litage que dans les lherzolites encaissantes. Nous l'avons nous-mêmes observé dans les complexes de l'Ariège et ceci a également été relevé dans d'autres gisements : enclaves (Aoki et Shiba, 1973) ou complexes (Kornprobst, 1971). Cette relation paraît, à première vue, peu compatible avec la conclusion que la cristallisation de l'amphibole résulte d'injections locales, « accidentelles », postérieures à la consolidation de la masse ultramafique litée. D'autre part, dans le massif de Beni-Bousera, il existe des variations systématiques de la composition chimique de la phase hydratée, visibles aux modifications de ses caractères optiques, des lherzolites aux différents types de pyroxénites du litage (Conquéré et Kornprobst, 1972). L'amphibole des lherzolites à spinelle est typiquement de couleur brun très pâle et a très probablement la composition des pargasites pauvres en potassium analysées par Obata (1977) dans le proche complexe de Ronda. Dans les pyroxénites, l'amphibole varie généralement de brun pâle (« type pargasite ») à brun rouge prononcé (« type kaersutite »), des premières pyroxénites formées représentées par des webstérites à spinelle aux dernières paragenèses individualisées qui sont des clinopyroxénites à grenat où la phase hydratée peut occuper plusieurs % du volume de la roche. Dans celle-ci les cristaux interstitiels d'amphibole sont, de plus, parfois zonés, le centre brun modéré des plages passant au brun rouge à leurs bordures (Kornprobst, 1971).

Ces observations peuvent être interprétées dans l'hypothèse que l'amphibole est un minéral des paragenèses primaires. La ségrégation successive des différents types de pyroxénites à partir de liquides initialement en équilibre avec les paragenèses péridotitiques conduit à un enrichissement progressif des liquides résiduels en éléments incompatibles : H_2O, TiO_2 et K_2O. Les amphiboles qui cristallisent en abondance croissante dans ces liquides seront donc également enrichies en titane et potassium et évolueront vers une composition de kaersutite. En définitive, les compositions actuelles de certaines au moins des amphiboles interstitielles dans les formations litées seraient contrôlées initialement à la fois par les teneurs en Ti et K des liquides résiduels conservés dans la trame cristalline au cours de la cristallisation des différentes paragenèses et par les compositions des phases anhydres préalablement formées.

9. Résumé et conclusions

La discussion des données actuellement disponibles conduit à la conclusion que dans les échantillons étudiés, péridotites et pyroxénites des complexes de l'Ariège, les amphiboles interstitielles ont cristallisé antérieurement à la fin de l'épisode majeur de déformation plastique, à partir de liquides fortement sous-saturés (néphélinites à olivine), individualisés au cours de la différenciation des magmas hydratés donnant très localement naissance aux pyroxénites à amphiboles et lherzites des filons discordants. Les variations de composition de ces amphiboles, qui portent principalement sur les teneurs en chrome, potassium et dans une moindre mesure en titane, dépendraient alors du contrôle chimique exercé par les phases anhydres préexistantes au moment de la cristallisation de la phase hydratée et peut-être au cours des recristallisations des paragenèses. L'importance de la contamination initiale serait fonction de la quantité de liquide localement introduite dans un volume donné des formations litées.

L'hypothèse que l'amphibole n'appartient pas aux paragenèses primaires des lherzolites et pyroxénites des formations litées semble pouvoir être étendue à l'ensemble des gisements de l'Ariège. En effet, dans chacun de ceux-ci les variations des caractères optiques de la phase hydratée interstitielle sont identiques ou voisines de celles des amphiboles analysées et il est donc probable que leur composition est inscrite dans le même domaine restreint, celui de pargasites titanifères. D'autre part, dans les gisements de Lherz et de Freychinède, la seule étude au microscope fournit la preuve que la cristallisation d'une partie des amphiboles des formations litées est liée à l'intrusion des filons qui constituent le faciès hydraté proprement dit.

Ainsi extrapolée, cette hypothèse ne rend cependant pas encore clairement compte d'un certain nombre d'observations. Par exemple du fait que l'amphibole, bien que répartie de façon très hétérogène dans la masse des formations litées, soit de façon très générale plus abondante dans les pyroxénites du litage que dans les péridotites encaissantes. Ou bien encore, que dans les harsburgites massives de Lherz, l'amphibole n'existe qu'en très rares cristaux de caractères optiques (brun pâle, presque incolore), et donc de composition, nettement distincts. Enfin, sur un plan plus général, dans l'hypothèse considérée il existe une apparente contradiction entre la rareté des filons discordants et l'ubiquité de l'amphibole dans les formations litées.

Une même ambiguïté ressort, pour les mêmes raisons, des données recueillies dans d'autres gisements de lherzolite à spinelle, complexes ou enclaves. Si, dans certains des échantillons étudiés, l'amphibole interstitielle des péridotes et pyroxénites est manifestement, comme dans l'Ariège, d'origine secondaire, il n'est pas actuellement possible d'écarter l'hypothèse que, sur le plan général, une partie de la phase hydratée normalement présente dans ces roches appartienne aux paragenèses primaires, c'est-à-dire que, dans chacune de celles-ci, elle ait cristallisé à partir de liquides résiduels initialement « en équilibre » avec les phases anhydres.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Aoki, K., and I. Shiba, 1973. — Pargasites in lherzolites and websterite inclusions from Itinome Gata, Japan. *J. Jap. Ass. Miner. Petrol. econ. Geol.*, **68** : 303-310.

Best, M. G., 1970. — Kaersutite-peridotite inclusions and kindred megacrysts in basanitic lavas, Grand Canyon, Arizona. *Contr. Miner. Petrol.*, **27** : 25-44.

— 1974. — Mantle derived amphibole within inclusions in alkalic-basaltic lavas. *J. geophys. Res.*, **79** : 2107-2113.

— 1975. — Amphibole-bearing cumulate inclusions, Grand Canyon, Arizona and their bearing silica-undersaturated hydrous magmas in the upper mantle. *J. Petrology*, **16** : 212-236.

Conquéré, F., 1971. — La lherzolite à amphibole du gisement de Caussou (Ariège, France). *Contr. Miner. Petrol.*, **30** : 296-313.

— 1977. — Pétrologie des pyroxénites litées dans les complexes ultramafiques de l'Ariège (France) et autres gisements de lherzolites à spinelle. Compositions minéralogiques et chimiques, évolution des conditions d'équilibre des pyroxénites. *Bull. Soc. fr. minér. Cristallogr.*, **100** : 42-82.

— 1978. — Pétrologie des complexes ultramafiques de lherzolites à spinelle de l'Ariège (France). Thèse Doct. Sci., Univ. Paris-VI : 339 p.

— 1979. — Comments on « The bearing of phase equilibria in simple and complex systems on the origin and evolution of some well- documented garnet-websterites » by C. T. Herzberg. *Contr. Mineral. Petrol.*, **70** : 219-222.

Conquéré, F., et J. Fabriès, 1984. — Chemical disequilibrium and its thermal significance in spinel-peridotites from the Lherz and Freychinède ultramafic bodies (Ariège, French Pyrénées). *In* Kimberlites, II : The Mantle and Crust-Mantle relationships, J. Kornprobst (Editor) : 319-331.

Conquéré, F., et J. Fabriès, 1984. — Caractères pétrographiques et chimiques des péridotites à spinelle des gisements ultramafiques de Lherz et Freychinède (Ariège, Pyrénées françaises). *Ann. Sci. Univ. Clermont-Fd II*, **74** : 55-83.

Conquéré, F., et J. Kornprobst, 1972. — Quelques précisions sur les caractères minéralogiques et chimiques des pyroxènites à grenat du massif des Beni-Bousera (Maroc) et sur leur signification pétrogénétique. *Bull. Soc. fr. minér. Cristallogr.*, **95** : 115-123.

Embey-Isztin, A., 1976. — Amphibolite/lherzolite composite xenoliths from Szigliget, North of the lake Balaton (Hungary). *Earth Planet. Sci. Lett.*, **31** : 297-304.

Fabriès, J., et F. Conquéré, 1983. — Les lherzolites à spinelle et les pyroxénites à grenat associées de Bestiac (Ariège, France). *Bull. Minéral.*, **106** : 781-803.

Francis, D. M., 1976. — Amphibole pyroxenite xenoliths : cummulate or replacement phenomena from the upper mantle, Nunivak Island, Alaska. *Contr. Miner. Petrol.*, **58** : 51-61.

Green, D. H., 1964. — The petrogenesis of the high-temperature peridotite intrusion in the Lizard area, Cornwall. *J. Petrology*, **5** : 134-188.

Green, D. H., and A. E. Ringwood, 1967. — The genesis of basaltic magmas. *Contr. Miner. Petrol.*, **15** : 103-190.

Kornprobst, J., 1971. — Contribution à l'étude pétrographique et structurale de la zone interne du Rif. Thèse, Paris.

Lacroix, A., 1894. — Étude minéralogique de la lherzolite des Pyrénées. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **120** : 339-342.

— 1901. — Sur un nouveau groupe de roches très basiques (lherzolites, ariégites) (Étang de Lherz, vallée de Suc, Prades). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **132** : 358-360.

Lensch, G., 1976. — Ariegite und Websterite im Lherzolite von Balmuccia (Val Sesia, Zone von Ivrea). *Neues Jb. Miner. Abh.*, **128** : 189-208.

Mac Kenzie, D. B., 1960. — High temperature alpine-type peridotite from Venezuela. *Bull. Soc. Geol. Am.*, **71** : 303-318.

Mason, B., 1968. — Eclogitic xenoliths from volcanic breccia at Kakanui, New-Zealand. *Contr. Miner. Petrol.*, **19** : 316-327.

Melson, W. G., E. Jarosevick, V. T. Bowen, and G. Thomson, 1967. — St. Peter and St. Paul rocks : a high temperature mantle derived intrusion. *Science*, **1955** : 1531-1535.

Monchoux, P., 1970. — Les lherzolites pyrénéennes : contribution à l'étude de leur minéralogie, de leur genèse et de leurs transformations. Thèse, Toulouse.

— 1972. — Roches à sapphirine au contact des lherzolites pyrénéennes. *Contr. Miner. Petrol.*, **37** : 47-64.

Mysen, B. O., and A. L. Boettcher, 1975*a*. — Melting of a hydrous mantle : I. Phase relations of natural peridotite at high pressures and temperatures with controlled activities of water, carbon dioxide and hydrogen. *J. Petrology*, **16** : 520-548.

Mysen, B. O., and A. L. Boettcher, 1975*b*. — Melting of a hydrous mantle : II. Geochemistry of crystals and liquids formed by anatexis of mantle peridotite at high pressures and high temperatures as a function of controlled activities of water, hydrogen and carbon dioxide. *J. Petrology*, **16**, 549-593.

Obata, M., 1977. — Petrology and petrogenesis of the Ronda high-temperature peridotite intrusion, Southern Spain. Thèse, M.I.T.

— 1980. — The Ronda peridotite : garnet-, spinel-, and plagioclase lherzolite facies and the P-T trajectories of a high-temperature mantle intrusion. *J. Petrology*, **21** : 533-572.

Tilley, C. E., 1947. — The dunite-mylonite of St. Paul's rocks (Atlantic). *Am. J. Sci.*, **245** : 483-491.

Wilshire, H. G., L. C. Calk, and E. C. Schwarzman, 1971. — Kaersutite — a product of reaction between pargasite and basanite at Dish Hill, California. *Earth Planet. Sci. Lett.*, **10** : 281-284.

Wilshire, H. G., and N. J. Trask, 1971. — Structural and textural relationships of amphibole and peridotite inclusions, Dish Hill, California. *Am. Miner.*, **56** : 240-255.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 7, 1985,
section C, n° 2 : 115-129.

Coniporella micromera, algue Dasycladale des calcaires calloviens d'Étrochey (Côte-d'Or) et son environnement biosédimentaire[1]

par Jacques Thierry

Résumé. — La confrontation des données stratigraphiques, paléontologiques et sédimentologiques du calcaire à Coniporelles (formation des calcaires d'Étrochey, Côte-d'Or) donne valeur d'indicateur paléobiologique de milieu à cette algue Dasycladale du Jurassique moyen (Callovien inférieur). *Coniporella micromera* caractérise un milieu de plate-forme marine très superficielle (étage médio-littoral à supra-littoral), calme et protégé, bien oxygéné et à forte luminosité ; un mode de vie pélophytique sur substrat carbonaté, fin-meuble à induré et vaso-sableux est suggéré.

Abstract. — The comparison of stratigraphical, paleontological and sedimentological data of Coniporelles limestone (Étrochey limestones formation, Côte-d'Or) emphasizes this Middle Jurassic (Lower Callovian) Dasycladal alga as a palaeobiological index environment. *Coniporella micromera* underlines a very shallow marine platform (infratidal to intertidal stage), quiet and protected, well oxygenated and with high brightness ; a pelophytic mode of life on carbonated fine-movable to indurated and muddy-sandy substratum is suggested.

J. Thierry, *Institut des Sciences de la Terre et U.A. n° 157 — Géodynamique sédimentaire et Évolution géobiologique, 6 Bd Gabriel, 21100 Dijon, France.*

Introduction

Depuis l'étude détaillée de G. de Saporta dans la « Paléontologie Française » (1873-1891), les « Calcaires d'Étrochey », près de Châtillon-sur-Seine (Côte-d'Or) sont restés l'un des gisements classiques de flore fossile du Jurassique moyen français ; celle-ci a été révisée et complétée dans les deux dernières décennies (Lemoigne et Thierry, 1968 ; Fischer et Thierry, 1971 ; Barale, 1981, 1982). A côté de cette flore, la diversité et la richesse de la faune, la grande variété des corps sédimentaires et les problèmes biostratigraphiques et paléogéographiques soulevés par cette formation bourguignonne, ont toujours suscité l'intérêt des géologues ; il n'est pas de congrès ou de réunions scientifiques qui ne complètent leurs travaux en venant la visiter et la commenter (Rat *et al.*, 1967, Ciry *et al.*, 1968 ; Thierry, 1970 ; Feuillée *et al.*, 1973 ; Purser *et al.*, 1975).

Le thème de la RCP 641 « Indicateurs paléobiologiques de milieux » m'a incité à ras-

1. Communication présentée aux Journées de la RCP 641 sur les indicateurs paléobiologiques de milieux. (Institut de Paléontologie du Muséum, 26 et 27 mars 1984).

sembler et synthétiser l'ensemble des données qui y ont été recueillies depuis une quinzaine d'années. D'ordre stratigraphique (Thierry, 1965, 1966, 1968 ; Thierry *et al.*, *in* Megnien *et al.*, 1980), sédimentologique (Purser, 1969, 1975 ; Morestin, 1982) et paléontologique (Buffetaut et Thierry, 1977 ; Laurin, 1974, 1983), les documents disponibles ont été abondamment complétés au cours des deux dernières années grâce aux moyens apportés par la RCP 641. Le cadre général du travail est une étude à caractère essentiellement paléoécologique consistant à définir les peuplements existant dans les divers corps sédimentaires reconnus. On verra, par l'exemple des calcaires à Coniporelles développé ici, que de telles investigations sont indissociables d'une analyse sédimentologique détaillée, que l'écologie d'une espèce fossile doit être tirée de l'analyse de son environnement sédimentaire et que toute extrapolation actualiste doit être effectuée avec précaution.

Contexte géographique, biostratigraphique et paléogéographique

Le calcaire à Coniporelles est inclu dans la formation dite des « Calcaires d'Étrochey » qui s'étend à l'ouest de Châtillon-sur-Seine (Côte-d'Or) et appartient à l'étroite bande d'affleurements du Jurassique moyen constituant l'une des auréoles de la bordure sud-est du Bassin de Paris (fig. 1). D'une épaisseur de 15 m, cette formation repose sur des calcaires argileux et des calcaires à Brachiopodes datés par Ammonites de la base du Callovien inférieur (zone à *Macrocephalus*, sous-zone à *Kamptus*) ; eux-mêmes renferment quelques rares Ammonites du Callovien inférieur (zone à *Gracilis*, sous-zones à *Koenigi* et *Gracilis*) avec lequel ils semblent se terminer. Elle est couronnée par une surface perforée nette, d'extension régionale, souvent rubéfiée, sur laquelle viennent des niveaux à oolites ferrugineuses,

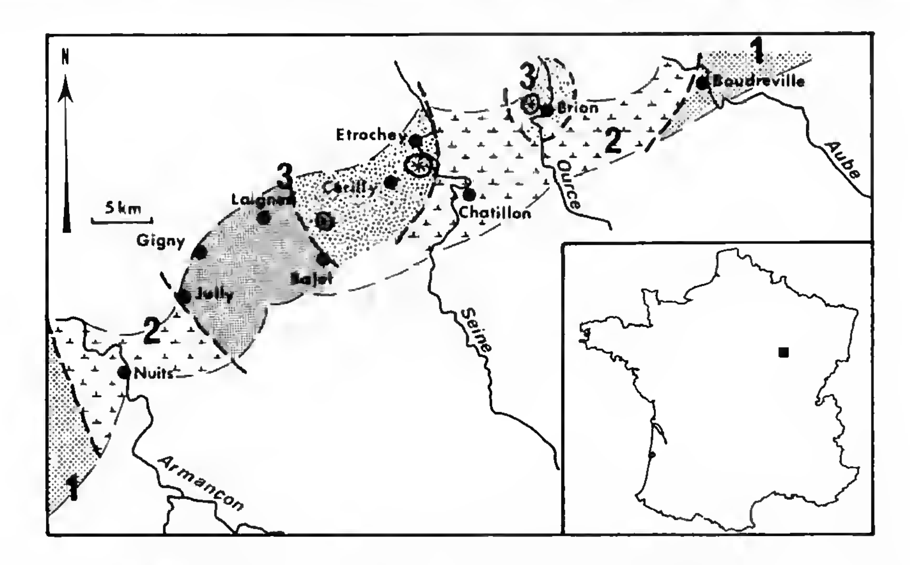


Fig. 1. — Situation géographique de la région étudiée et distribution spatiale des faciès. 1, calcaires oolitiques et bioclastiques ; 2, calcaires à Rhynchonelles ; 3, calcaire d'Étrochey avec ou sans biohermes à Madréporaires.

discontinus, débutant parfois dans le Callovien moyen (zone à *Coronatum*) mais représentant plus souvent soit le Callovien supérieur, soit l'Oxfordien moyen. La formation est d'extension géographique restreinte (25 km dans le sens Est-Ouest entre Châtillon-sur-Seine et Gigny) avec quelques récurrences à l'est de Châtillon-sur-Seine (région de Brion-sur-Ource). L'extension vers le sud des « Calcaires d'Étrochey » est inconnue du fait de l'érosion cénozoïque (fig. 1) ; vers le nord, ils n'ont pas été retrouvés en subsurface mais leurs faciès latéraux ayant été rencontrés (sondages de Les Riceys, Silvarouvres et Créancey, à quelques kilomètres au nord de la zone affleurante) ils semblent donc limités dans cette direction. Géométriquement, les « Calcaires d'Étrochey » se placent au sein des « Calcaires à Rhynchonelles » (eux-mêmes inclus dans un vaste ensemble carbonaté auxquels ils passent latéralement vers l'est et l'ouest) qui constituent le noyau de la plate-forme bourguignonne occupant une grande partie du domaine oriental du Bassin de Paris pendant le Bathonien et le Callovien (J. Thierry *in* Megnien *et al.*, 1980 ; J. Thierry *in* Enay *et al.*, 1980). Le choix d'une étude détaillée du calcaire à Coniporelles vient de son originalité floristique, faunistique et sédimentologique au sein du système biosédimentaire très complexe et très diversifié tant verticalement qu'horizontalement des « Calcaires d'Étrochey ».

Le calcaire à Coniporelles
Description et analyse des données de l'observation

Les observations ont été réalisées dans cinq carrières distantes de quelques centaines de mètres et situées aux abords immédiats du village d'Étrochey (fig. 1) ; toutes offrent d'excellentes conditions d'affleurements et celles qui sont encore en exploitation permettent de suivre l'extension latérale des divers corps sédimentaires. Des affleurements secondaires situés dans un rayon d'une vingtaine de kilomètres ont permis de délimiter très exactement l'extension de chacun d'eux.

1. Les données de la stratigraphie : le calcaire à Coniporelles, une unité limitée dans l'espace et dans le temps au sein d'un ensemble complexe

Terminant la première moitié des dépôts carbonatés rapportés aux « Calcaires d'Étrochey », le calcaire à Coniporelles représente la troisième unité reconnaissable à partir de la base de la formation (fig. 2).

Quand il existe, il repose toujours directement sur le calcaire oolitique à plantes. Son épaisseur varie considérablement : d'un maximum de 0,80 m (carrière des Charmes), il est en général compris entre 0,40 et 0,60 m (carrières de Roche et des Mergerons) mais peut se réduire (0,20 m) et disparaître totalement (carrières des Charmes et de Roche). Il présente à son toit soit une surface durcie (carrière de Roche), soit une surface durcie et perforée très profondément (jusqu'à 0,20 à 0,30 m ; carrières de Roche et des Mergerons), soit un joint d'allure stylolitique (carrière de Roche) ; dans les deux premiers cas et quand il est le moins épais, sa surface terminale perforée est couverte de petites huîtres plates à coquille très épaisse. Dans tous les cas, cette surface terminale est soulignée par un liseré pulvérulent, argileux et dolomitique de couleur rougeâtre.

En un point (carrière de Roche, fig. 2) le banc de calcaires à Coniporelles est également perforé à sa face inférieure (surface perforée inversée de Purser, 1969 : 213) et couvert de serpules et d'huîtres. Deux types de perforations peuvent s'observer, les unes, grandes, piriformes, sans doute dues à des Lamellibranches, s'enfoncent jusqu'à 0,25 à 0,30 mm ; les autres, petites (0,2 à 0,3 mm), sphériques pourraient être dues à des Spongiaires. L'extension latérale de cette surface est brève (2 à 3 m) ; dans une direction le banc repose normalement sur les calcaires à plantes sous-jacentes, dans l'autre direction il disparaît et se termine en biseau au sein de calcaires argileux pétris de débris d'organismes (Bryozoaires, valves de Brachiopodes et de Lamellibranches, radioles d'Oursins et petits Spongiaires). La réduction d'épaisseur et la disparition du calcaire à Coniporelles paraissent dues à deux causes. La première provient de l'irrégularité topographique du substratum, les calcaires oolitiques à plantes ; en effet ces derniers présentent un système de mégarides parallèles, allongées dans un sens à peu près N-S à N-E — S-W (Morestin, 1982). Ces mégarides d'une longueur d'onde de 7 à 8 m, et d'une amplitude de 0,40 à 0,50 m, presque exclusivement constituées par des dépôts oolitiques, auraient été comblées par le calcaire à Coniporelles : le maximum d'épaisseur observé se situe en effet au creux des rides. La seconde revient à des phénomènes de ravinement ou de destruction organique (cyanobactéries, organismes perforants) ; en effet, lorsque le calcaire à Coniporelles disparaît (terminaison en biseau sur quelques mètres seulement), la surface durcie (perforée ou non) ou le joint stylolitique qui le termine se poursuit sans interruption notoire au toit des calcaires à plantes sous-jacents. Ces derniers à ce moment montrent aussi une réduction d'épaisseur (carrière des Charmes).

Quand il présente son maximum d'épaisseur, le calcaire à Coniporelles peut être divisé en deux bancs égaux (carrières des Charmes et de Roche) ou présenter un seul banc sans stratification nette ; quand il est réduit il ne présente qu'une seule strate, elle aussi sans stratification nette.

Suivant les points, le calcaire à Coniporelles est recouvert : soit par des calcaires argileux (carrière des Charmes), très fossilifères, dont l'extension latérale est calquée sur celle du calcaire à Coniporelles qu'ils débordent d'une vingtaine de mètres pour disparaître à leur tour (fig. 2) ; soit par un complexe de calcaires argileux, de calcaires bioclastiques et de biohermes à Madréporaires (carrière de Roche) ; soit par des lentilles de marnes et calcaires argileux (carrière des Mergerons).

2. Les données de la faune et de la flore ; une quantité importante mais peu diversifiée

L'abondance de thalles entiers ou de fragments de *Coniporella micromera* (de Saporta), algue dasycladale, doit sa dénomination à ce calcaire. Le thalle est de forme ovoïde, renflé, pédiculé, à surface régulière (Fischer et Thierry, 1971 ; Bassoulet *et al.*, 1978). Ses dimensions varient entre 30 et 40 mm de longueur (sans le pédicule) et le diamètre maximum est de 20 à 25 mm (fig. 3). Le mode de fossilisation fait apparaître le remplissage de chaque manchon cellulaire en relief ; en effet la calcification du thalle, limitée à une mince couche formée par des ramifications serrées disposées en verticilles, a été dissoute et remplacée par un complexe pulvérulent dolomitico-ferrugineux rougeâtre. La surface du thalle montre ainsi un aspect finement papilleux par la densité assez élevée de ses ramifications et de ses plaques corticales.

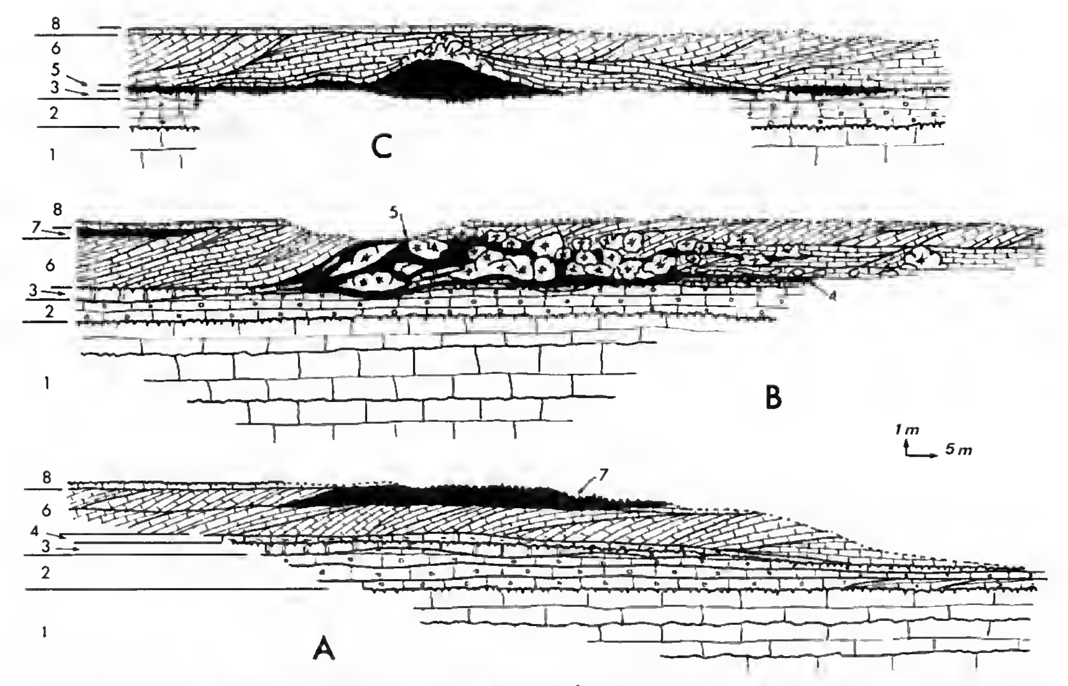


Fig. 2. — Coupes des carrières principales de la région d'Étrochey : A, carrière des Charmes ; B, carrière de Roche ; C, carrière des Mergerons. 1, calcaires micritiques à oncolites et Rhynchonelles ; 2, calcaires oolitiques à plantes ; 3, calcaires micritiques à Coniporelles ; 4, calcaires argileux et finement bioclastiques à Lamellibranches ; 5, biohermes à Madréporaires et calcaires argileux divers ; 6, calcaires bioclastiques ; 7, calcaires argileux à nodules siliceux ; 8, calcaires micritiques.

Rares à la base, elles augmentent en nombre pour atteindre un maximum au sommet, dans les dix derniers centimètres (fig. 4). Un comptage, effectué sur le front de taille de deux carrières (carrières des Charmes et de Roche) montre une assez grande densité de thalles complets (10 à 12 complets pour un banc de 0,40 m d'épaisseur sur une longueur de 2 m) et de débris de thalles (plusieurs dizaines). Sur des surfaces polies on décompte en moyenne 1 à 2 thalles complets et entre 15 et 20 fragments de 0,5 à 2 cm par dm^2. Les thalles complets sont le plus souvent verticaux ou inclinés à 45° sans orientation préférentielle ; ceux qui sont inclinés ont toujours le pédicule dirigé vers le bas et la région ovoïde vers le haut laissant supposer une disposition originelle fichée dans le substrat meuble (disposition pélophytique). Les fragments de grande taille (souvent compris entre 0,5 et 2 cm, très rarement au-dessus de 0,5 cm) sont le plus souvent à plat ou légèrement obliques par rapport à l'horizontale lorsqu'ils proviennent de la partie ovoïde du thalle ; les pédicules de section circulaire et d'aspect cylindrique sont parfois verticaux ou proches de la verticale, le plus souvent horizontaux. Ceci confirme l'idée d'une position verticale du végétal vivant et un faible enfoncement dans le substrat ; de plus le support semble avoir été assez fragile et suggère une cassure fréquente de ce dernier au sommet du pédicule, à hauteur de l'élargissement : le pédicule reste fiché dans la vase, le reste du thalle s'inclinant sur le fond. La disproportion entre le nombre de thalles complets et l'abondance des fragments, souvent de grande taille peut s'expliquer par le fait que ce sont sans doute des algues fragiles, faible-

ment calcifiées : leur morphologie globuleuse a pu aussi favoriser une dispersion par flottaison après la mort.

Coniporella micromera est accompagnée par des Rhynchonelles (*Burmirhynchia latiscensis*) assez nombreuses et quelques Térébratules (*Aromasithyris* sp.), des Gastropodes de type Nérinées peu abondants, et de nombreux Bivalves à coquille mince, de grande taille (jusqu'à 10 cm), visibles seulement en section et ayant une structure d' « Ostréidés ». Quelques Pholadomyes (*Homomya inornata, Pholadomya* sp.) s'observent surtout au sommet du banc en position de vie. Quelques Madréporaires massifs et branchus en petites colonies centimétriques à décimétriques sont vraisemblablement en place. A part ces derniers, l'ensemble de la faune et de la flore apparaît emballé dans un sédiment fin sans orientation ni regroupement préférentiels.

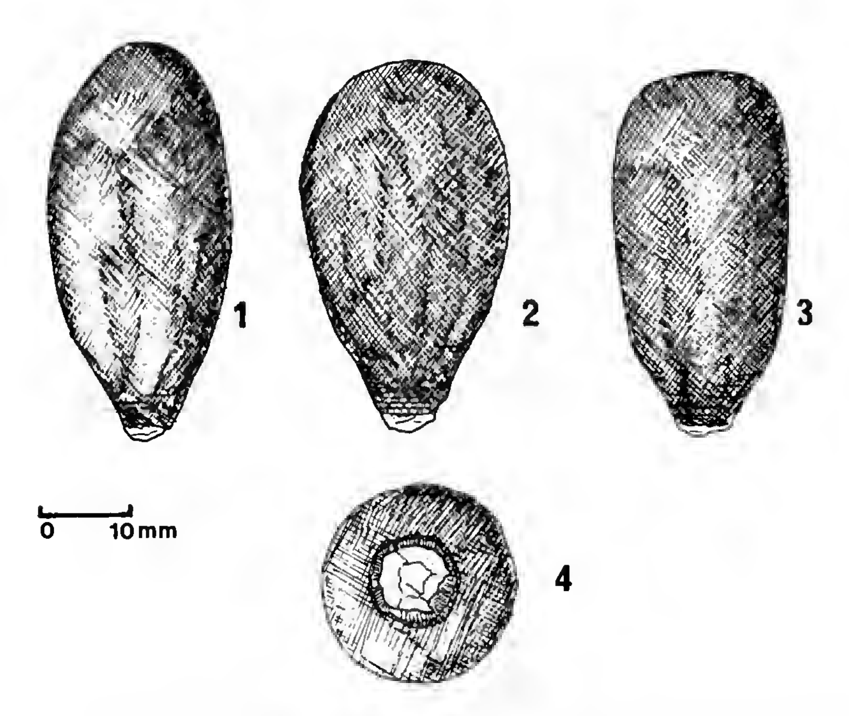


Fig. 3. — Diverses morphologies du thalle de *Coniporella micromera* (de Saporta) : 1-3, vues latérales ; 4, vue par le pédicule.

Tous les fossiles ressortent particulièrement sur le fond beige ou blanc rosé de la roche car la plupart des thalles, coquilles ou calices sont bordés d'un liséré rougeâtre ou totalement remplacés par un complexe pulvérulent dolomitico-ferrugineux. L'ensemble de la roche apparaît aussi piqueté de granules et de plages de même nature minéralogique.

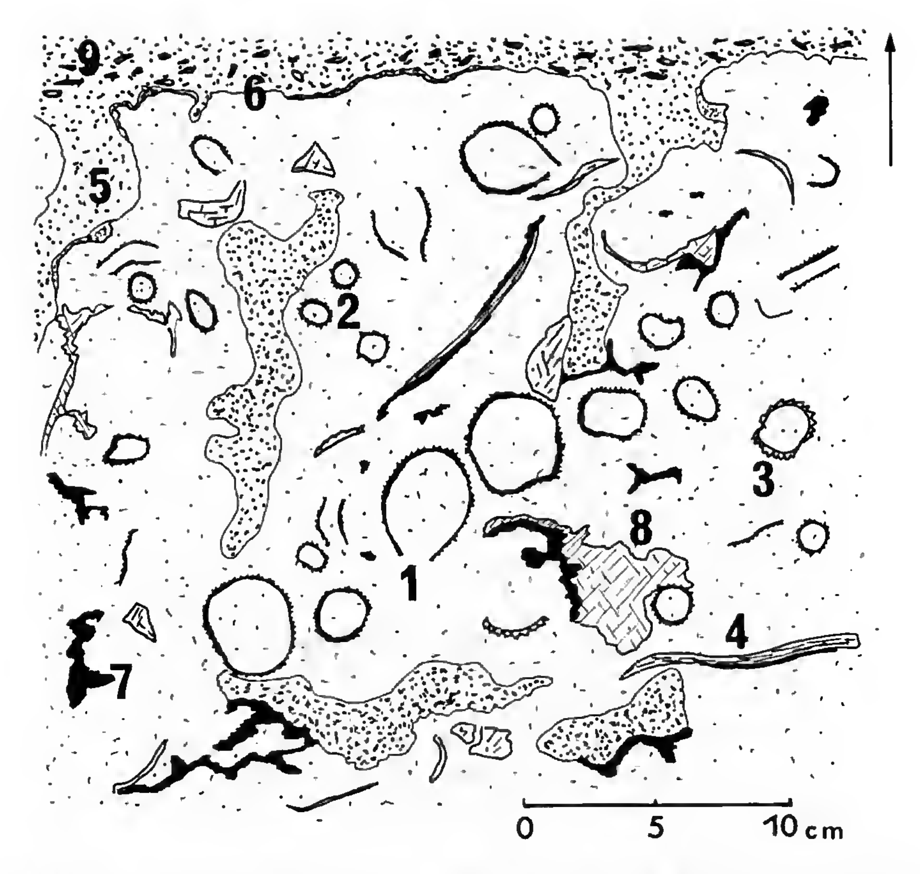


Fig. 4. — Schéma d'après photographie d'une section verticale du banc de calcaires à Coniporelles (front de taille de la carrière de Roche, flanc nord). 1, section longitudinale de thalle de Coniporelle ; 2, sections de pédicules ; 3-4, sections de Rhynchonelles et Lamellibranche ; 5, terrier avec remplissage grossier ; 6, surface terminale du banc avec action cyanobactérienne ; 7, plage dolomitico-ferrugineuse ; 8, plage sparitisée (ancien terrier ?) ; 9, calcaires argileux sus-jacents au banc à Coniporelles.

3. Les données du sédiment : un calcaire pur de type packstone-wackestone finement oncolitique et bioclastique

Très pur, le calcaire à Coniporelles montre une remarquable constance dans sa composition : les carbonates représentent de 98 à 99 % de la roche. La dolomite est présente à côté de la calcite mais son origine semble secondaire ; cette dernière est fortement dominante sur la première. Le résidu non carbonaté est presque exclusivement composé d'argiles auxquelles se mêlent des petits granules ferrugineux.

La texture (fig. 5), de type wackestone (90 % de matrice et 10 % de grains) finement oncolitique et bioclastique (matrice et grains en proportions sensiblement égales) à la base, montre parfois une évolution vers un type packstone. Les grains sont des bioclastes (débris

de coquilles de Lamellibranches et Brachiopodes, radioles d'Échinodermes, rares colonies de Bryozoaires, thalles de Coniporelles très abondants) auxquels s'ajoutent des pelletoïdes, des pellets, des lithoclastes complexes (grains cimentés par de la micrite) et quelques grands Foraminifères agglutinants. L'élément dominant, surtout à la base du banc, apparaît sous la forme de très nombreux petits oncolites (entre 150 et 300 mμ de diamètre) ; ils ont tendance à se raréfier vers le sommet pour disparaître totalement. Le nucleus de ces oncolites est assez important par rapport à leur dimension ; il est le plus souvent totalement micritisé, parfois on peut reconnaître les restes du bioclaste ayant servi de point de départ au concrétionnement cyanobactérien. Le cortex est mince, montrant parfaitement les zones concentriques de concrétionnement. Beaucoup sont composites (fig. 5), possédant jusqu'à trois oncolites unités emballées dans un cortex commun.



Fig. 5. — Microfaciès du calcaire à Coniporelles (× 15). 1, section de la base d'un thalle de Coniporelle, près du pédicule ; 2, micro-oncolites algaires ; 3, fragment de coquille de Lamellibranche ; 4, fragment de coquille de Brachiopode ; 5, section de Gastropode de type Nérinée ; 6, Foraminifère agglutinant ; 7, petit Foraminifère à test hyalin ; 8, fragment de colonie de Bryozoaire. La flèche indique le sommet du banc. Remarquer le développement de ciments précoce à la face inférieure de quelques oncolites.

La matrice micritique est toujours proportionnellement dominante sur les grains. Son origine est sans doute biochimique ; les végétaux et notamment ici algues vertes et cyanobactéries peuvent avoir en effet un rôle non négligeable par le nombre de particules aragoni-

tiques qu'ils contiennent (Loreau, 1982) ; ici les Coniporelles auraient joué ce rôle en précipitant l'aragonite à partir d'eaux chaudes et de particules aragonitiques déposées à la surface de leur thalle. De leur côté, les cyanobactéries peuvent être en plus à l'origine d'un piégeage mécanique de particules fines de toute origine. Quelques grains, notamment des oncolites et des pelletoïdes, montrent un développement de cristaux sparitiques. Ceux-ci, d'après leur disposition sur les grains et leur rapport avec la micrite constituant l'ensemble de la roche, semblent postérieurs à la formation des premiers et au dépôt de la seconde. Ces cristaux sparitiques sont la preuve de phénomènes diagénétiques postérieurs à la sédimentation ; ils indiquent nécessairement que le calcaire à Coniporelles a subi une émersion plus ou moins longue après son dépôt. Allant dans ce même sens d'interprétation, la partie terminale du banc à Coniporelles montre des perforations cernées d'une auréole micritique, épaisse de 1 à 2 mm et sans doute encore d'origine cyanobactérienne, indiquant une induration du sédiment après bioturbation en milieu très superficiel. Certaines des bioturbations montrent aussi un remplissage sparitique (terriers ouverts) qui confirment une émersion du milieu de dépôt du calcaire à Coniporelles, postérieurement à la confection de ces terriers.

Interprétation des données en termes de composantes et facteurs du paléomilieu

L'énumération et le classement des données de l'observation développés précédemment démontrent à l'évidence la nécessité de confrontation du plus grand nombre et de la plus grande diversité possible d'indicateurs du paléomilieu quand il est impossible de faire référence à l'actuel. La notion de relation entre organismes et contextes sédimentaires sous-tend largement l'exposé du concret directement observable, et souligne l'impossibilité de les considérer séparément. Toutefois, il ne faut pas perdre de vue qu'on ne doit absolument pas confondre environnement sédimentaire et milieu de vie et que les problèmes d'autochtonie et d'allochtonie doivent être pris en compte. L'autochtonie et l'allochtonie des éléments biologiques et sédimentaires du système élémentaire observé ici ne pourront être décelées qu'à l'issue de l'examen critique des facteurs et composantes du paléomilieu.

A l'issue du travail commun réalisé au sein de la RCP 641 (B. David *et al., sous presse*), il apparaît qu'on doit considérer simultanément des composantes élémentaires (variables simples comme la lumière, la profondeur, etc., mesurables dans les milieux actuels) et des facteurs complexes (qui supposent des interactions entre constituants du paléomilieu).

1. **Composantes élémentaires**

a — *Hydrodynamisme modéré à très faible*

L'analyse du lithofaciès dispose à cet effet d'excellents moyens d'appréciation du régime et du mode d'hydrodynamisme du milieu. La finesse des grains, la présence d'oncolites, l'abondance de la matrice fine (micrite), l'absence de stratification nette suggèrent un régime laminaire et un mode calme avec courants très faibles ou modérés, voire nuls. La topographie du substratum (mégarides des calcaires à plantes sous-jacents) conduit aussi à

l'image de zones inter-rides calmes et protégées ; de même la bonne conservation de la flore algaire (thalle fragile des Coniporelles) apporte des preuves dans le même sens.

La présence de quelques lithoclastes, généralement indicateurs de milieux plus agités, n'est pas suffisamment significative ; il peut s'agir en effet d'une reprise de fragments des calcaires à plantes sous-jacents non encore totalement indurés ; d'ailleurs, ceux-ci ne sont abondants qu'au creux des rides, là ou le calcaire à Coniporelles atteint son maximum d'épaisseur, au début de sa sédimentation. Ils sont absents ou très rares au sommet. La topographie du fond, avec son système de rides, permet en effet une reprise d'éléments à leur sommet dans des endroits encore imparfaitement indurés ; une accumulation par gravité dans les creux peut alors se réaliser même dans des conditions de faible hydrodynamisme.

b — *Luminosité importante*

De toute évidence le foisonnement des algues Coniporelles souligne un milieu du système phytal où la luminosité est intense. La clarté des eaux est aussi suggérée par la pureté de la sédimentation carbonatée où les éléments détritiques sont en si faible proportion que leur influence a sans doute été quasi nulle sur la transparence de l'eau.

c — *Nature du substrat (édaphisme) : fin-meuble à induré et vaso-sableux*

Les données du lithofaciès sont ici au tout premier plan. La granulométrie fine du sédiment et la prédominance de la phase micritique dénotent un substrat fin-meuble et vaso-sableux. Toutefois, la mobilité du sédiment devait être toute relative ; l'existence de grands terriers subverticaux à horizontaux indique une certaine induration empêchant l'effondrement des parois après passage du fouisseur. Nombre de ces terriers sont d'ailleurs restés ouverts : parois montrant une micritisation d'origine cyanobactérienne, remplissage sparitique.

d — *Température (facteur climatique) vraisemblablement élevée*

Il est très difficile de l'appréhender directement dans le cas du calcaire à Coniporelles si ce n'est par l'abondance de la micrite dont la précipitation est plus importante en eaux chaudes. Indirectement, l'idée d'un climat relativement chaud peut être déduite de la flore terrestre contenue dans les calcaires à plantes situés sous le calcaire à Coniporelles, et dans les niveaux bioclastiques situés au-dessus (Lemoigne et Thierry, 1968). Rappelons ici que les Dasycladales actuelles sont abondantes dans les eaux marines soumises à des climats tempérés chauds à tropicaux.

e — *Physico-chimie : richesse en oxygène*

L'indépendance entre les facteurs chimiques et leurs causes ou leurs effets physiques, voire biologiques, est difficile à établir. L'abondance de la flore algaire photosynthétisante entraîne certainement un accroissement du taux en oxygène et par voie de conséquence un déficit en gaz carbonique. La baisse de concentration du gaz carbonique a sans doute facilité la précipitation des carbonates.

2. Facteurs complexes

a — *Facteurs biologiques : milieu algaire, calciphycéen et coquillier*

L'influence des algues (Dasycladales et Cyanobactéries) semble ici déterminante dans la dynamique sédimentaire au niveau du piégeage des particules (sans doute aragonitiques mais aussi de toute autre nature). La calcification de la région externe des Coniporelles relève sûrement d'un piégeage associé à une précipitation immédiate. Un même type de précipitation biologique indirecte peut être à l'origine des encroûtements cyanobactériens développés au toit des calcaires ou en bordure des terriers et dans les petits oncolites. A un degré moindre par leur présence proportionnellement plus faible par rapport aux algues, les Brachiopodes, Lamellibranches et les quelques Madréporaires assurent une précipitation active par la sécrétion de leur coquille ou de leur squelette.

La pelletisation (transformation biochimique et structuration d'une boue à support carbonaté dans la traversée du tube digestif de limnivores ou diagenèse carbonatée de pelotes fécales composées essentiellement de matière organique, Rat, 1982) intervient aussi de manière non négligeable étant donné la présence en assez grand nombre de ce type de grains dans le lithofaciès.

b — *Profondeur : milieu superficiel, à la limite émergé*

Une fois de plus, l'abondance de la flore algaire chlorophyllienne nous invite à placer le milieu de formation de cette unité sédimentaire dans le domaine néritique ou phytal, au moins au niveau de l'étage médio-littoral. Les données fournies par les Dasycladales actuelles montrent en effet que celles-ci, comme la majorité des algues vertes, absorbent les radiations lumineuses de grande longueur d'onde et se trouvent, de ce fait, limitées à des tranches d'eau superficielles, sous l'étage intertidal jusqu'à 20 à 25 m de profondeur. Cependant, la présence d'indices d'émersion nous permet d'affiner cette situation et de suggérer une position à la limite supérieure de l'étage médio-littoral, voire à la base de l'intertidal, postérieurement au dépôt du calcaire à Coniporelles.

c — *Facteurs physiographiques : plate-forme marine superficielle et protégée*

Ils caractérisent une situation géomorphologique déterminante. Le calcaire à Coniporelles appartient sans ambiguïté au domaine marin franc (influence directe et déterminante des eaux marines). Toutefois, le caractère complexe de ce facteur apparaît nettement ici puisqu'il faut faire appel à des données d'origine lithologique (packstone-wackestone oncolitique et bioclastique, indices d'émersion, etc.) et biologique (faune et flore abondantes mais peu diversifiées, dominance algaire, etc.), elles-mêmes indicatrices d'autres éléments du paléomilieu (hydrodynamisme, luminosité, nature du substrat, etc.), pour se placer en situation de milieu protégé, voire fermé dans un système de plate-forme superficielle.

Conclusions : indicateurs et image d'un paléomilieu marin chaud (?), boueux, calciphycéen, superficiel et protégé

Le calcaire à Coniporelles constitue un corps sédimentaire (unité fonctionnelle) où « la vie joue un rôle sédimentaire important » et qui « se caractérise par divers éléments liés par des dépendances communes vis-à-vis de l'environnement et par des relations d'interdépendance » ; il s'inclut dans un ensemble plus vaste ou système bio-sédimentaire (Rat, 1982). L'analyse des données de base, tant géométrique que biologique et sédimentaire, a conduit à la caractérisation d'un certain nombre de composantes et de facteurs du milieu : hydrodynamisme, luminosité, température, oxygénation, éléments biologiques, nature du substrat, bathymétrie et physiographie. Chacun de ces facteurs ou composantes a été identifié à partir de tous les indicateurs en présence ; les paléobio-indicateurs ne peuvent pas être dissociés des indicateurs non biologiques. Une telle démarche peut évidemment être contestable puisque l'observateur est amené à une incessante confrontation des résultats apportés par les différents descripteurs dont il dispose ; parfois même les données d'un ou plusieurs descripteurs peuvent servir à la détermination d'une ou plusieurs composantes ou facteurs, qui à leur tour sont utilisés pour en interpréter d'autres. Mais comment opérer différemment lorsqu'il n'est pas possible, ou presque, de faire appel aux données de l'actuel ?

Considérons par exemple nos connaissances sur la paléoécologie des Dasycladales actuelles ; elles sont très incomplètes. Le substrat ne semble pas avoir influencé leur répartition mais les conditions climatiques et en particulier la température de l'eau semblent très importantes (Valet, 1979 ; Jaffrezo, *sous presse*). Elles sont très abondantes dans les régions tropicales ; si toutefois elles peuplent plus volontiers « les fonds meubles des lagons, des baies vaso-sableuses ou des mangroves » (Valet, *op. cit.*), la quasi-totalité des auteurs indiquent « la nécessité pour ces organismes d'un substrat dur sur (ou dans ?) lequel s'accrochent les rhizoïdes : rochers en place, coraux, coquilles, galets, etc., et cela même quand apparemment ils se trouvent en un milieu à grain très fin, voire vaseux » (Jaffrezo, *op. cit.*). Allant dans le même sens que nos observations sur le fossile, la grande majorité des espèces actuelles affectionne les milieux très éclairés et calmes de l'étage médio-littoral, voire à la limite de l'intertidal ; mais, à l'inverse, il existe aussi quelques espèces de milieux à hydrodynamisme non négligeable.

Nos conclusions vont aussi dans le même sens que celles de Fily et Rioult (1979) pour *Stichoporella cylindrica* (Lignier), Dasycladale du Bathonien moyen de Courtomer (Orne). Ces auteurs, s'appuyant sur les données du sédiment et de la faune accompagnante, placent cette algue dans un environnement marin abrité, calme et très peu profond (indices d'émersion), sur un fond carbonaté vaseux fortement bioturbé.

Ainsi, sauf peut-être dans quelques cas très précis se rapportant au Néogène ou au Quaternaire, la typologie des paléomilieux passe obligatoirement par une analyse préalable et complète de tous ses descripteurs ; cette nécessité s'accentue lorsqu'on s'éloigne dans le temps et lorsqu'on dispose surtout d'organismes n'ayant aucune représentation actuelle.

Dans l'ensemble présenté, le calcaire à Coniporelles est un terme d'une séquence de comblement se terminant dans un milieu marin très superficiel à la limite supérieure de l'étage médio-littoral, voire dans l'intertidal (traces d'émersion incontestables) à régime

laminaire et mode calme. Sous quelques décimètres d'eau, une morphologie du fond avec grandes rides oolitiques parallèles abrite dans les creux des herbiers à Coniporelles. Par leur nombre assez important, les végétaux peuvent freiner le courant et provoquer la sédimentation de particules fines. Toutefois, l'abondance de la sédimentation micritique serait plutôt due à une précipitation biochimique tant par les Dasycladales que par des Cyanobactéries dont nous avons la preuve par l'abondance des éléments oncolitiques. Dans cet herbier, installé sur substrat meuble ou en voie d'induration, bien éclairé, en eaux chaudes et non troublées d'apports détritiques, la vie est intense (fig. 6) ; à côté de la dominante algaire de nombreux organismes fouisseurs sont décelés soit par leurs restes (Lamellibranches, Gastropodes), soit par les innombrables terriers et bioturbations qu'ils ont laissés (Annélides, Crustacés ?, etc.). Çà et là de petites colonies de polypiers et des Brachiopodes complètent le tableau de la macrofaune ; la microfaune assez faiblement représentée ne comporte que des Foraminifères benthiques agglutinants ou à test hyalin.

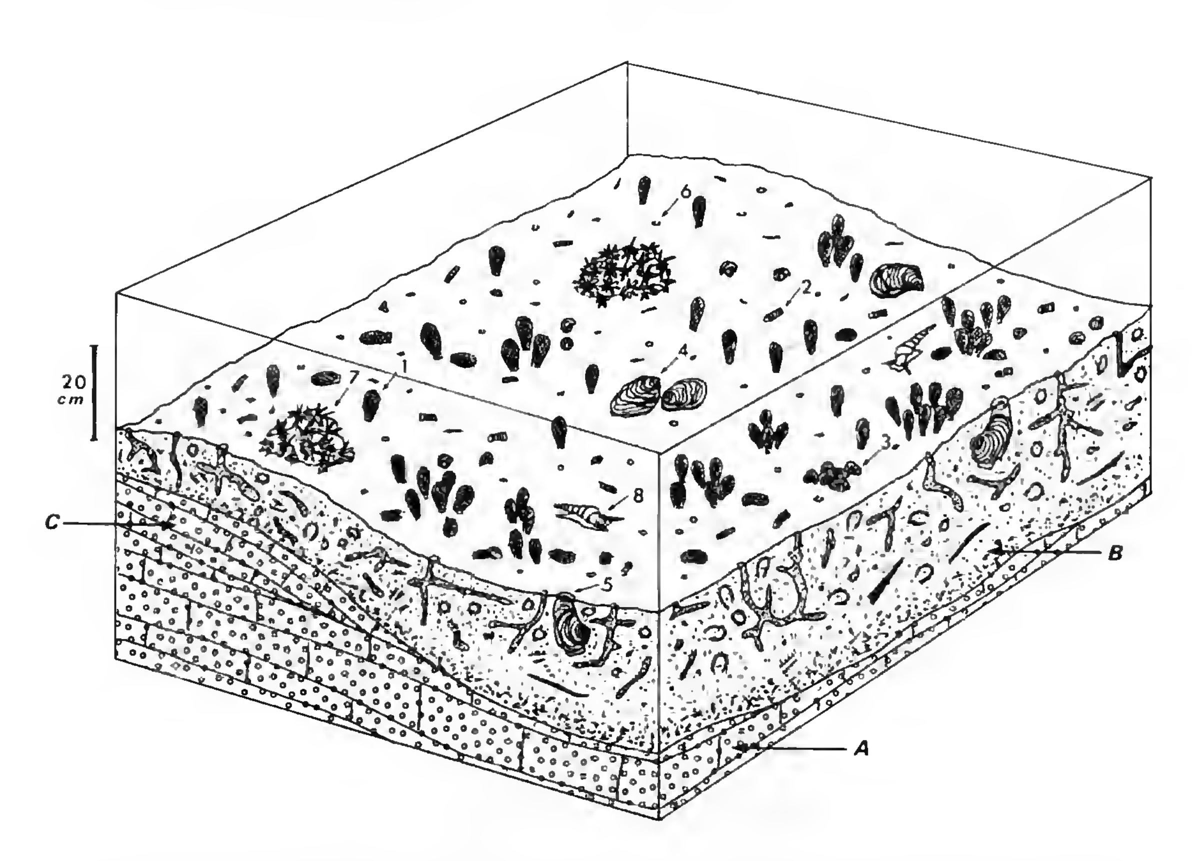


Fig. 6. — Essai de reconstitution du fond marin à l'époque de la sédimentation du calcaire à Coniporelles. A, substratum de calcaire oolitique avec mégarides ; B, calcaire à Coniporelles. 1-2, Coniporelle ; 3, Rhynchonelles ; 4, Lamellibranches Ostréidés ; 5, Pholadomye ; 6, orifice de terrier de fouisseur ; 7, petites colonies de Madréporaires ; 8, Gastropodes Nérinées.

Remerciements

J. P. Bassoulet (Poitiers), B. Laurin et J. C. Menot (Dijon) ont contribué à la réalisation de ce travail soit par l'apport de renseignements inédits, soit par d'abondantes remarques constructives, je les en remercie vivement.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Barale, G., 1981. — La paléoflore jurassique du Jura français : étude sysématique, aspects stratigraphiques et paléoécologiques. *Docum. Lab. géol. Lyon*, n° 81 : 468 p., 66 pl., 59 fig., 12 tabl.

— 1982. — Le genre *Cycadopteris* Zigno au Jurassique dans l'Ouest Européen. *Paleontographica*, Abt B (Lfg. 1-3) : 8-56, pl. 4-18, 5 text. fig.

Bassoulet, J. P., P. Bernier, M. A. Conrad, R. Deloffre, et M. Jaffrezo, 1978. — Les algues Dasycladales du Jurassique et du Crétacé. *Géobios*, Mém. spec. n° 2 : 330 p., 40 pl.

Buffetaut, E., et J. Thierry, 1977. — Les crocodiliens fossiles du Jurassique moyen et supérieur de Bourgogne. *Géobios*, n° 10 (fasc. 2) : 151-194, 4 fig., 9 pl.

Ciry, R., P. Rat, et H. Tintant, *et al.*, 1968. — Journées de l'Association des Géologues du Bassin de Paris en Bourgogne. Livret-guide, Dijon : 150 p. ronéot.

David, B., J. Durand, V. Eisenmann, J. C. Fischer, J. C. Gall, D. Gouoet, B. Laurin, P. Masse, J. Philip, J. C. Plaziat, M. Rioult, M. Roux, et J. Thierry. — Terminologie des paléomilieux continentaux marins non profonds. Analyse critique et glossaire. (*Sous presse.*)

Enay, R., et C. Mangold, *et al.*, 1980. — Synthèse paléogéographique du Jurassique français. *Docum. lab. géol. Lyon*, n° 5 : 210 p., 42 cartes.

Feuillée, P., et H. Tintant et col., 1973. — Stratigraphie et sédimentologie du Jurassique en Côte-d'Or. Livret-guide. « 6ᵉ excursion annuelle du Groupe Français d'études du Jurassique », Dijon octobre 1973 : 68 p. ronéot., 25 fig.

Fily, G., et M. Rioult, 1976. — *Stichoporella cylindrica* (Lignier), Dasycladacée dans le Bathonien de Courtomer, Orne (Normandie). Position stratigraphique et précisions systématiques. *Bull. Soc. géol. Normandie, et Amis du Muséum du Havre*, **83** (1) : 33-44, 3 fig., 1 pl.

Fischer, J. C., et J. Thierry, 1971. — Révision de quelques Dasycladacées jurassiques et propositions d'un nouveau genre : *Coniporella*. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3ᵉ sér., n° 19, Sciences de la Terre 3 : 25-34.

Jaffrezo, M. — Les formations carbonatées des Corbières (France) du Dogger à l'Aptien. Micropaléontologie stratigraphique, biozonation, paléoécologie ; extension des résultats à la Mésogée. (*Sous presse.*)

Laurin, B., 1974. — Étude sur la structure et la variabilité de l'espèce *Burmirhynchia latiscensis* nov. sp. (Rhynchonellidé du Callovien inférieur de Bourgogne). *Bull. Soc. géol. Fr.*, **16** (4) : 396-404, 1 pl.

— 1983. — Les peuplements de rhynchonellidés au Jurassique moyen dans le Bassin de Paris. Relations entre dynamique des populations et paléoenvironnements. Systématique-Phylogénie-Biostratigraphie. *Cah. Paléont.* : 420 p., 14 pl.

Lemoigne, Y., et J. Thierry, 1968. — La paléoflore du Jurassique moyen de Bourgogne. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 7ᵉ sér., **10** : 323-333, pl. 18-21.

Loreau, J. P., 1982. — Sédiments aragonitiques et leur genèse. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris,* série C, géol., **47** : 312 p., 61 tabl., 63 fig., 58 pl.

Mégnien, C., *et al.*, 1980. — Synthèse géologique du Bassin de Paris. Vol. 1, stratigraphie et paléogéographie. *Mém. B.R.G.M.*, n° 101 : 470 p.

Morestin, B., 1982. — Les dispositifs biosédimentaires au Callovien, dans la région d'Étrochey (Châtillon-sur-Seine, Côte-d'Or). Rapport D.E.A. Univ. Dijon : 52 p. ronéot.

Purser, B. H., 1969. — Synsedimentary marine lithification of middle jurassic limestones in the Paris Basin. *Sedimentol.*, Amsterdam, **12** : 205-230, 16 fig.

— 1975. — Sédimentation et diagenèse précoce des séries carbonatées du Jurassique moyen de Bourgogne. Thèse Doct. État Univ. Paris Sud : 384 p. ronéot., 183 fig.

Purser, B. H., P. Rat, J. C. Menot, J. Thierry, P. Feuillée, et M. Amiot, 1975. — Sédimentation et diagenèse des calcaires jurassiques de Bourgogne. IXe Congrès Internat. Sédimentol. Nice, Livret-guide, excurs. n° 3 : 71 p. ronéot.

Rat, P., 1982. — Essai sur la notion de système bio-sédimentaire, in « Livre Jubilaire G. Lucas ». *Mém. Géol. Univ. Dijon,* 7 : 491-501, 7 fig.

Rat, P., et H. Tintant, *et al.*, 1967. — Excursion géologique sur les marges bourguignonnes du bassin parisien. Livret-guide, Dijon : 150 p. ronéot.

Saporta, G. de, 1873-1891. — Plantes jurassiques, T. I à IV. Paléontologie française, 2e série, Végétaux. Paris, Masson, édit.

Thierry, J., 1965. — Études stratigraphiques sur le Jurassique du Châtillonnais. Dipl. Étud. Sup., Dijon : 180 p. ronéot., 14 fig., 28 pl. h.-t., 20 pl. ph.

— 1966. — Analyse stratigraphique de la série Bathonien-Oxfordien du Châtillonnais. *Bull. Soc. Fr.*, 7e sér., **8** : 642-651, 3 fig.

— 1968. — Quelques précisions sur le Callovien du Châtillonnais. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 7e sér., **10** : 334-335.

— 1970. — Polypiers, algues et végétaux aériens dans les calcaires d'Étrochey. *In* : Livret-guide des Journées d'études en Bourgogne de l'Association des Sédimentologistes français : 8 p. ronéot., 3 fig.

Valet, G., 1979. — Approche paléoécologique du monde des Dasycladales à partir de l'écologie des formes actuelles. *Bull. Cent. Rech. Expl. Prod. Alf Aquitaine,* **3** (2) : 859-866.

Erratum à l'article de Mireille GAYET

" Gonorhynchiforme nouveau du Cénomanien inférieur marin

de Ramallah (Monts de Judée) :

Judeichthys haasi nov.gen.nov.sp.

(Teleostei, Ostariophysi, Judeichthyidae nov.fam.)"

(*Bull.Mus.natn.Hist.nat.*, Paris, 4ème sér., 7,
1985,sect.C, n°1 : 65-85)

La figure ci-dessous doit remplacer la Fig.4 de la page 71.

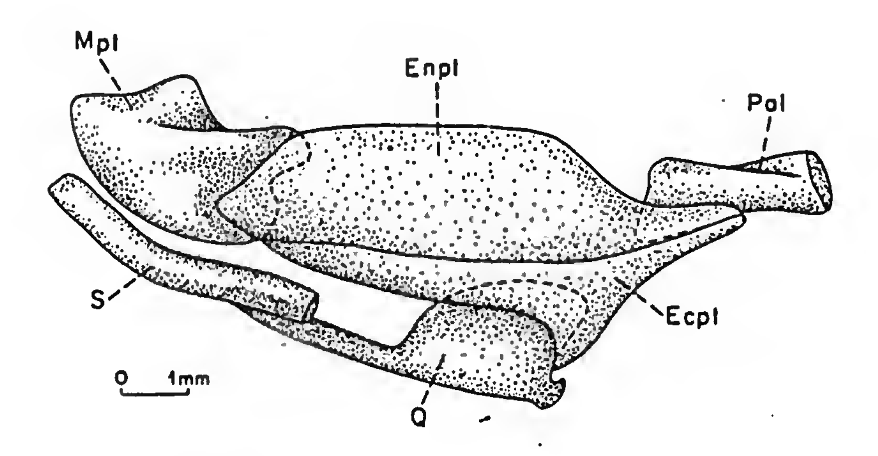


Fig.4. - Vue médiane de la région ptérygo-carrée de *Chanos chanos* (Coll.pers., n°53).

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4[e] sér., 7, 1985,
section C, n° 2 : 131-141.

Salmoniforme nouveau du Maastrichtien supérieur des Petites Pyrénées (Haute-Garonne, France) : *Pyrenichthys jauzaci* nov. gen. nov. sp.

par Mireille Gayet et Béatrice Lepicard

Résumé. — Un Salmoniforme nouveau *Pyrenichthys jauzaci* nov. gen. nov. sp. a été découvert dans le Maastrichtien marin des Petites Pyrénées (France). Défini à la fois par un mélange de caractères primitifs et dérivés, il n'entre dans aucune des familles connues jusqu'à présent et a été laissé en position *incertae sedis* proche des Apateodidae.

Abstract. — A new Salmoniforme *Pyrenichthys jauzaci* gen. nov. sp. nov. has been discovered in the marine maastrichtian beds of the "Petites Pyrénées" (France). Defined by both primitive and derived characters, it cannot be referred to any known families until now and must be regarded as an *incertae sedis* close to the Apateodidae.

M. Gayet, *UA 12 du CNRS, Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue Buffon, 75005 Paris.*
B. Lepicard, *Laboratoire de Géologie, Sédimentologie et Paléontologie, 39, allée Jules Guesdes, 31077 Toulouse.*

CADRE GÉOLOGIQUE RÉGIONAL (B. L.)

A l'ouest de la vallée de la Garonne (fig. 1), les Petites Pyrénées sont composées d'un système de plis anticlinaux et synclinaux orientés N-110°-E. A l'ouest de Saint-Marcet, les molasses mio-pliocènes du Lannemezan masquent les formations géologiques anciennes. Deux structures, orientées SW-NE, sont localement remises à jour par l'érosion (feuille Boulogne/Gesse, 1/50 000[e]) :

— le brachy-anticlinal de Lespugue-Montmaurin, où affleure surtout le Paléocène dans les vallées de la Save et de la Seygouade ;

— l'anticlinal de Blajan-Bazordan avec, en plus, le Crétacé supérieur dans le secteur de Saint-Loup (fig. 1).

Dans cette dernière région, seul le Maastrichtien apparaît sous un faciès marneux dans la formation des Marnes bleues de Saint-Loup. Entre Nizan et Saint-Loup, cette formation exploitée en carrière, affleure sur une épaisseur de 120 m environ (fig. 2). Elle montre une alternance rythmique de marnes finement litées et de marno-calcaires noduleux gris bleuâtres en couches décimétriques ; les marnes prédominent dans le tiers inférieur alors que les marno-calcaires prennent une importance croissante vers le sommet.

La macrofaune (*Hoploscaphites constrictus* Sowerby, *Baculites* sp., *Echinocorys tenuituberculatus* Leymerie...) comme la microfaune (planctoniques de la zone à *Racemiquembelina fructicosa*, *Lepidorbitoides socialis* Leymerie, etc.) et la nannoflore (association à *Arkhangelskiella cymbiformis* et *Ceratolithoides kamptneri*) indiquent toutes un âge maastrichtien supérieur parfaitement caractérisé (Bilotte, Lambert, Kennedy, Lepicard, travaux en cours). C'est entre les deux principaux niveaux d'ammonites que se situe la position de *Pyrenichthys* nov. gen. découvert par Ph. Jauzac (fig. 2).

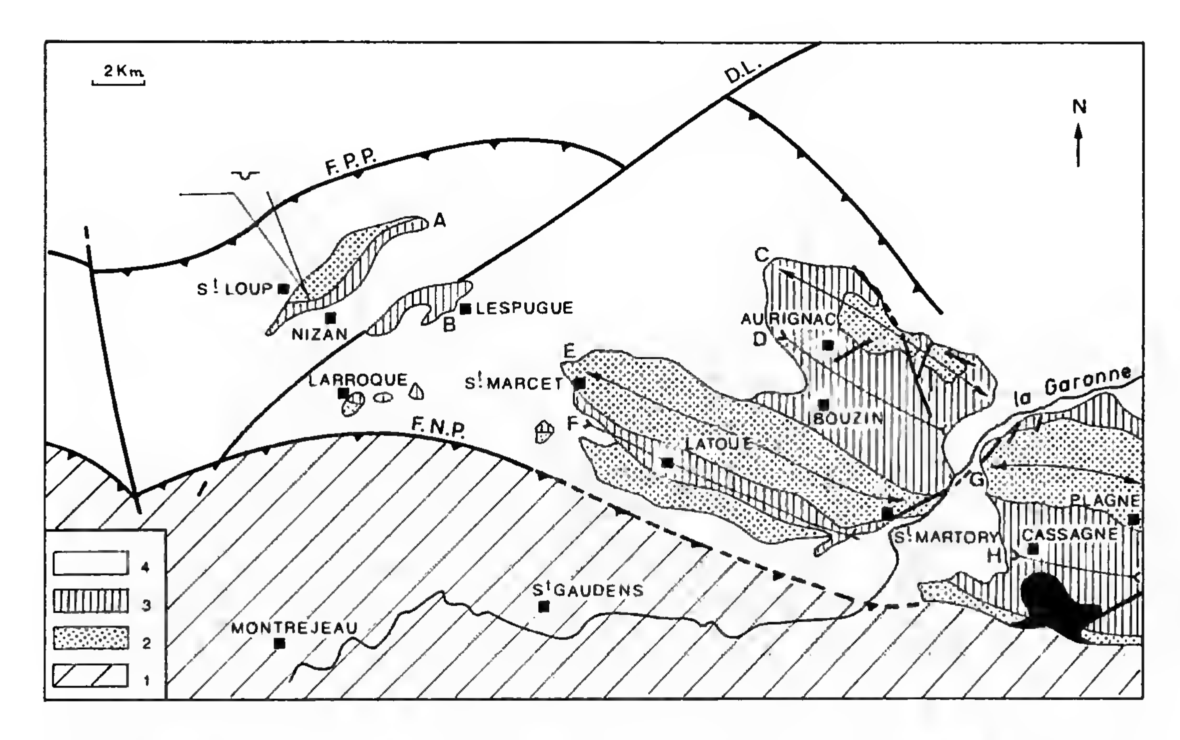


Fig. 1. — Schéma structural. 1 : zone nord-pyrénéenne ; 2 : Crétacé supérieur ; 3 : Paléocène-Éocène ; 4 : post-Éocène.

A : anticlinal de Blazan-Bazordan ; B : anticlinal de Lespugue-Montmaurin ; C : anticlinal d'Aurignac ; D : synclinal de Bouzin ; E : anticlinal de Saint-Marcet-Saint-Martory ; F : synclinal de Latoue ; G : anticlinal de Plagne ; H : synclinal de Cassagne ; F.N.P. : front nord-pyrénéen ; F.P.P. : front des Petites Pyrénées ; D.L. : décrochement de Lespugue.

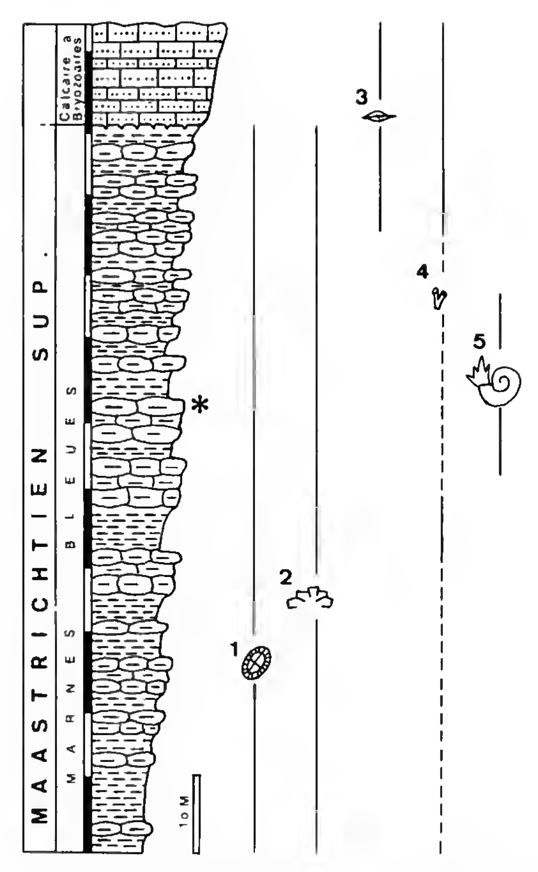


Fig. 2. — La formation des marnes bleues de Saint-Loup dans sa localité-type. * : position de *Pyrenichthys jauzaci* ; 1 : nannoflore ; 2 : foraminifères planctoniques ; 3 : grands foraminifères ; 4 : bryozoaires ; 5 : céphalopodes.

PALÉONTOLOGIE (M. G.)

Super-ordre des PARACANTHOPTERYGII (Greenwood *et al.*, 1966)

Ordre des SALMONIFORMES (*ibid.*)

Sous-ordre et famille *incertae sedis*

Genre **PYRENICHTHYS** nov.

Diagnose : Tête peu allongée et robuste. Fosse posttemporale totalement fermée. Pariétaux probablement en contact sur la ligne médiane (ou très proches). Supraorbital présent bien développé. Infraorbitaux postérieurs élargis. Vomer sans dent. Palatin et mandibule dentés. Plus de treize rayons branchiostèges. Pectorales en position très basse sur les flancs. Hypurostégie des rayons caudaux très marquée. Corps totalement recouvert de grosses écailles cycloïdes.

Derivatio nominis : Genre en provenance des Pyrénées (France).

Espèce-type : *Pyrenichthys jauzaci* nov. sp. du Maastrichtien supérieur de Saint-Loup (France).

Pyrenichthys jauzaci nov. sp.

DIAGNOSE : Identique à celle du genre.

HOLOTYPE : Individu n° SL-MA-101 déposé au laboratoire de Géologie sédimentaire et Paléontologie de l'Université Paul Sabatier à Toulouse (France).

DERIVATIO NOMINIS : Du nom de celui qui a découvert le fossile : M. Ph. Jauzac.

MATÉRIEL : Holotype seul.

HORIZON ET GISEMENT : Maastrichtien supérieur des marnières de Saint-Loup, feuille de Boulogne/ Gesse : 1/50 000e (x : 105 ; y : 437).

MENSURATIONS (en centimètres ; e = mesure estimée) : L.T = 60 e ; L.st = 50 e ; H.tr = 13 ; L.tête = 15 ; H. tête = 10 ; L.a.D = 21.

DESCRIPTION ANATOMIQUE

FORME GÉNÉRALE DU CORPS ET REVÊTEMENT

Pyrenichthys est un poisson au corps oblong, massif, à peine comprimé latéralement. Sa longueur maximale est d'environ 60 cm pour une hauteur de 13 cm. La queue est très profondément échancrée. Le pédoncule caudal est étroit. La nageoire dorsale très courte, sans rayon épineux, est située à mi-longueur du corps. Les nageoires pectorales sont en position basse sur les flancs. Tout le corps est recouvert d'écailles cycloïdes assez grandes et épaisses ; celles-ci semblent absentes de l'appareil operculaire. Aucune écaille de forme spéciale n'est présente, ni au niveau de la ligne latérale, ni sur la ligne médiane en avant de la nageoire dorsale.

DESCRIPTION DE LA TÊTE

1. Le neurocrâne

Les frontaux, très longs, constituent la majeure partie du neurocrâne. Ils sont en contact l'un de l'autre par une ligne médiane sinueuse. L'ensemble du neurocrâne est relativement plat et forme même une légère concavité en amande, allongée dans le sens antéro-postérieur, située dans sa partie médiane. Quelques crêtes très fines difficiles à voir en raison d'une usure de l'os sont observables sur les côtés latéraux des frontaux, entourant cette cavité.

Le canal sensoriel est peu visible. On peut l'observer cependant au niveau antérieur du frontal droit. Une commissure épiphysaire part au tiers postérieur du canal sensoriel, perpendiculairement à la ligne médiane du neurocrâne où elle rejoint son homologue. D'après WEITZMAN (1967 : 527), une telle connexion est fréquente chez les Myctophiformes mais rare chez les Salmoniformes.

Contrairement au neurocrâne d'*Apateodus* Woodward, 1901, tel que l'a figuré GOODY (1969 : fig. 6), le neurocrâne ne se rétrécit que très peu vers l'avant, ressemblant plus par ses proportions à celui d'*Halec* (*ibid.*, fig. 56). Comme chez ce genre, le mésethmoïde est

très développé, plus large que long, mais ses limites sont mal définies. Au niveau de la partie antérieure de l'orbite, on observe un supraorbital bien développé, de forme allongée. La limite entre les frontaux et les pariétaux est courbe mais non sinueuse comme chez *Apateodus*. Il est probable que les pariétaux étaient en contact l'un de l'autre sur la ligne médiane mais une cassure à ce niveau empêche d'en être certain.

Les os de la série infraorbitaire ne sont pas observables séparément. On peut seulement signaler que les os situés à la partie inférieure de l'orbite sont étroits, tandis que ceux situés en arrière sont plus larges et devaient probablement atteindre le préopercule. Le premier infraorbital se rétrécit antérieurement.

2. Le splanchnocrâne

Mâchoire supérieure : Elle est très mal conservée. On peut cependant être certain que le prémaxillaire n'excluait pas le maxillaire de la mâchoire, bien que ce dernier ne soit pas conservé (il devait être très fin comme chez *Apateodus*). Le prémaxillaire apparaît comme une plaque grossièrement triangulaire dont l'extrémité postérieure dépasse légèrement le bord antérieur de l'orbite. Il est donc un peu plus développé que celui d'*Apateodus*. Par contre, il est impossible de savoir si son bord oral était denté ou non par suite d'une mauvaise conservation à ce niveau. Il ne semble pas y avoir de processus ascendant différencié, comme chez *Alepisaurus* par exemple (Goody, 1969, fig. 79).

Mâchoire inférieure : La mandibule, longue, est relativement basse dans son tiers antérieur, partie qui remonte légèrement comme chez *Salmo* (en moins marqué cependant). Cet effet de courbure est accentué par la présence à l'avant de la mandibule d'une énorme canine dont la hauteur est égale à deux fois sa largeur, laquelle correspond à la hauteur de la mandibule à ce niveau. Cette dent très pointue (pl. I, 3) est très comprimée latéralement puisque, en section, sa largeur est comprise plus de trois fois dans sa longueur. La base est finement striée verticalement comme celles des dents d'*Apateodus*. En arrière, on observe un diastème suivi de six dents très petites et de taille croissante de l'avant de la mandibule à l'arrière. De nouveau on note la présence d'une grosse dent, moins développée cependant que la première, très comprimée également et nantie de carènes antérieure et postérieure. Deux dents au moins, hautes mais étroites, sont présentes plus en arrière. Le canal mandibulaire semble devoir courir dans un tube fermé situé à mi-hauteur de la mandibule.

Région ptérygo-carrée : Seuls le palatin gauche et le métaptérygoïde sont observables. Les limites du palatin sont imprécises mais on peut observer une grande dent à l'image de celles présentes sur la mandibule, c'est-à-dire comprimée latéralement et striée à la base. Cette dent est la seule présente sur toute la région ptérygo-carrée, ce qui diffère d'*Apateodus* où de telles dents existent non seulement sur le palatin mais aussi sur l'ectoptérygoïde. Par ailleurs, il est à peu près certain que *Pyrenichthys* n'a effectivement possédé qu'une seule dent palatine ; si on compare le palatin de *Pyrenichthys* à celui d'*Apateodus*, on constate que la première dent palatine de ce genre est située plus en avant que chez *Pyrenichthys*. Cette dent est totalement différente de celle, unique, des Enchodontidae qui, chez les représentants de cette famille, semble faire partie intégrante du palatin. Le métaptérygoïde droit, grossièrement trapézoïdal, est observable. Son bord inférieur en contact avec le carré est presque rectiligne. Les bords antérieur et postérieur sont subparallèles et le bord postéro-supérieur oblique vient s'accoler exactement au bord antéro-inférieur de la tête articulaire de

l'hyomandibulaire. Ce métaptérygoïde diffère sensiblement de celui d'*Apateodus* tel que l'a représenté Goody (1969, fig. 11), puisque chez ce genre il est largement séparé du carré.

Appareil operculaire : Contrairement à *Apateodus*, le préopercule, nettement plus large, présente une branche inférieure bien développée. La branche supérieure est relativement courte et fait un angle de 120° environ avec la branche inférieure. Le bord postérieur du préopercule n'est pas en courbe continue mais forme deux petits angles bien marqués donnant à l'ensemble une forme trapézoïdale. Le canal préoperculaire court dans un tube fermé divisé en plusieurs petits canalicules placés en position radiaire. L'opercule n'est pas complet et il est impossible de définir ses limites exactes. Il est assez large. Sa surface latérale est parfaitement lisse. Son bord postéro-inférieur est situé en position très oblique (environ 30° par rapport à la verticale). Le sousopercule est très large et monte très haut, suivant en cela le bord postéro-inférieur de l'opercule. Sa limite inférieure est inconnue. Il est impossible de savoir s'il existait un interopercule comme chez *Apateodus* ou si cet os était absent comme chez les Enchodontidae.

Arc hyoïde et rayons branchiostèges : L'hyomandibulaire n'est observable que par sa branche descendante et la base de sa tête articulaire. Cette branche est très étroite par rapport à la tête, rappelant l'hyomandibulaire d'*Apateodus*. La partie postérieure du cératohyal distal droit est visible. Le contact avec le cératohyal proximal est légèrement courbe, sans aucune sinuosité. Il est certain que le cératohyal distal avait une forme en sablier allongé, mais il est impossible de savoir s'il existait ou non une fenêtre ouverte pour l'artère hyoïdienne. Treize rayons branchiostèges seulement sont visibles mais le nombre total devait être nettement supérieur, puisque sept d'entre eux sont articulés au bord inférieur du cératohyal proximal et à la limite entre les deux cératohyaux, et six seulement sont donc visibles sur le cératohyal distal dont on ne voit que la partie postérieure. McAllister (1968 ; 53) donne pour la super-famille des Salmonoidea un nombre variant de sept à vingt. Ces rayons sont, à l'exception des deux ou trois derniers, très petits et grêles.

Le squelette post-crânien

Il est difficilement observable en raison du revêtement écailleux qui recouvre tout le corps.

1. Les nageoires impaires

La nageoire anale n'est pas conservée.

Nageoire dorsale : Elle est située à mi-longueur de la longueur totale du corps et se compose d'au moins seize lépidotriches. Aucune bifurcation n'est visible sur la partie conservée. Les rayons sont cannelés longitudinalement sur toute leur longueur.

Nageoire caudale : Elle est très profondément échancrée. Les lépidotriches tant caudaux que ventraux sont très hypurostèges, puisque les extrémités proximales viennent pratiquement en contact l'une de l'autre au-dessus du squelette caudal axial qui est, de ce fait, invisible. Une telle hypurostégie se retrouve chez *Thunnus thynnus* (obs. pers.) ou chez *Scomber* (Monod, 1968, fig. 734) mais chez ces genres (*Thunnus* surtout) les rayons médians sont élargis à leur extrémité distale, ce qui n'est pas le cas ici. Les dernières vertèbres précaudales

présentent des arcs neuraux et hémaux très couchés sur la vertèbre plus postérieure, un peu comme chez les Thunnidae, mais ici les vertèbres sont plus larges que hautes contrairement à ce que l'on observe chez *Thunnus* où elles sont aplaties en disque.

2. Les nageoires paires

La nageoire pectorale droite est seule conservée. Elle est située relativement bas sur le flanc et se compose d'environ treize ou quatorze lépidotriches.

De la ceinture scapulaire on observe seulement une partie de la plaque cleithrale et de la scapula. Cette dernière est caractérisée par un très gros foramen cleithral et une poulie d'articulation très développée pour le premier lépidotriche supérieur de la nageoire pectorale.

AFFINITÉS DE *Pyrenichthys*

Pyrenichthys est placé provisoirement au sein des Salmoniformes, bien qu'aucune définition stricte ne soit donnée de cet ordre (GREENWOOD *et al.*, 1966 : 366).

Plusieurs auteurs ont travaillé sur différents sous-ordres de Salmoniformes. C'est ainsi que WEITZMAN (1967, 1974) a étudié les Osmeroidei et les Stomiatoidei ; GOSLINE (1969), les Alepocephaloidei ; McDONNALD (1969), les Galaxioidei ; GOODY (1969), les Ichthyostringoidei, les Halecoidei, les Enchodontoidei et les Cimolichthyoïdei, quatre groupes éteints contenant essentiellement des poissons crétacés plutôt spécialisés ; enfin, PATTERSON (1970) a décrit deux poissons du Crétacé du Liban, *Gaudryella* et *Humbertia*, qu'il ne rapporte à aucun des sous-ordres précédemment cités. Si chaque sous-ordre est relativement bien défini, il semble par contre impossible de prouver la monophylie des Salmoniformes. Le seul caractère spécialisé qui semble commun à tous les Salmoniformes serait d'après PATTERSON (1970 : 282) l'absence de dents à l'ectoptérygoïde. Si ce caractère est valable, cela signifie que les quatre sous-ordres définis par GOODY devraient être mis en dehors des Salmoniformes, ce qui ne semble pas être considéré par PATTERSON (*ibid.* : 282).

Tous les caractères diagnostiques de ces différents sous-ordres n'ont pas pu être observés chez *Pyrenichthys* en raison de sa mauvaise conservation. Par ailleurs, quel que soit le sous-ordre considéré, certains caractères ne sont pas présents et, dans l'état actuel de nos connaissances, *Pyrenichthys* ne s'intègre pas parfaitement dans l'un ou l'autre de ces sous-ordres ; c'est pourquoi nous avons préféré le laisser en position *incertae sedis* à ce niveau.

Il semble que ce soit du genre *Apateodus* que *Pyrenichthys* se rapproche le plus. En effet, GOODY (1969) donne comme diagnose de ce genre, les caractères suivants :

1) tête peu allongée mais large et robuste ;
2) fosse posttemporale totalement fermée ;
3) léger contact des pariétaux au niveau de la ligne médiane ;
4) grand supraoccipital ;
5) orbitosphénoïde et basisphénoïde présents ;
6) canal jugulaire présent dans les prootiques ;
7) infraorbitaux postérieurs largement développés ;
8) maxillaire édenté, formant les deux tiers de la bouche ;

9) prémaxillaire fin et denté ;
10) grand supraorbitaire présent ;
11) arc mésocoracoïde présent.

Chez *Pyrenichthys*, les caractères 1, 2, 3, 7 et 10 sont présents ; les autres caractères n'ont pas pu être observés en raison de la mauvaise conservation du matériel.

Pyrenichthys diffère de ce genre par :

1) la présence d'une seule dent palatine (contre deux chez *Apateodus*) ;
2) l'absence de dents à l'ectoptérygoïde ;
3) la présence de dents en plus grand nombre sur la mandibule ;
4) la forme du préopercule ;
5) l'avant du museau très large (pointu chez *Apateodus*).

Rien n'est connu du squelette caudal d'*Apateodus* ; celui de *Pyrenichthys* est, nous l'avons vu, différent de ceux des Salmoniformes avec une hypurostégie très développée semblable à celle observée chez les Thunnidae.

Pyrenichthys présente donc un mélange de caractères primitifs, comme le grand nombre de rayons branchiostèges (Norden, 1961 ; McAllister, 1968), la présence d'un supraorbital bien développé et la forme de l'opercule, et de caractères évolués comme l'absence de dents sur l'ectoptérygoïde et la présence de dents préhensiles sur la mandibule.

En l'absence de renseignements plus complets sur l'anatomie de *Pyrenichthys*, nous préférons ne pas définir la famille et le sous-ordre auxquels il appartient, dans l'espoir qu'une nouvelle découverte nous permettra de trancher.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Carte géologique au 1/50 000e ; Feuille de Boulogne/Gesse, XVIII-45, 1977.

Goody, P. C., 1969. — The relationships of certain Upper Cretaceous Teleosts with special references to the Myctophoidei. *Bull. Br. Mus. nat. Hist.*, Geol., suppl. n° 7 : 1-255, 102 figs.

Gosline, W. A., 1969. — The morphology and systematic position of the Alepocephaloid fishes. *Bull. Br. Mus. nat. Hist.*, Zool., **18** : 183-218, 14 figs.

Greenwood, P. H., D. E. Rosen, S. H. Weitzman, & G. S. Myers, 1966. — Phyletic studies of Teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **131**, art. 4 : 341-456, 19 figs., pl. 21-23, charts 1-32.

Leymerie, A., 1881. — Description géologique et paléontologique des Pyrénées de la Haute-Garonne. Toulouse. Éd. Privat, 1010 p., 51 pl., 1 carte.

McAllister, D. E., 1968. — Evolution of branchiostegals and classification of Teleostome fishes. *Bull. natn. Mus. Can.*, **221** : xiv + 239 p., 21 pl.

McDowall, R. M., 1969. — Relationships of Galaxioid fishes with a further discussion of Salmoniform Classification. *Copeia*, **1969** : 796-824, 10 figs.

Monod, Th., 1968. — Le complexe urophore des Poissons téléostéens. *Mém. Inst. fond. Afr. Noire*, Dakar, **81** : 1-705, 989 fig.

NORDEN, C. R., 1961. — Comparative osteology of representative Salmonid fishes, with particular reference to the grayling (*Thymallus articus*) and its phylogeny. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **18** (5) : 679-791, 16 pl., 2 figs.

PATTERSON, C., 1970. — Two Upper Cretaceous Salmoniform fishes from the Lebanon. *Bull. Br. Mus. nat. Hist.*, Geol., **19** (5) : 208-296, 48 figs., 5 pl.

WEITZMAN, S. H., 1967. — The origin of Stomiatoid fishes with comments on the classification of Salmoniform fishes. *Copeia*, **1967** : 507-540, 18 figs.

WEITZMAN, S. H., 1974. — Osteology and evolutionary relationships of the Sternoptychidae with a new classification of Stomiatoid families. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **153** (3) : 327-478, 113 figs., 1 tabl.

WOODWARD, A. S., 1901. — Catalogue of the fossil fishes in the British Museum (Nat. Hist.), **4** : XXXVIII + 636 p., 19 pl., 22 figs.

WOODWARD, A. S., 1902. — The fossil Fishes of the English Chalk. London. Part. I : 1-56, pl. I-XIII.

PLANCHE I

1 — Vue générale du corps.
2 — Vue dorsale du neurocrâne. (*Fr* = frontal ; *Mesth* = mésethmoïde.)
3 — Vue latérale de la partie antérieure de la mâchoire. (*Md* = mandibule ; *Pmx* = prémaxillaire.)
4 — Squelette caudal.
Échelle = 1 cm.

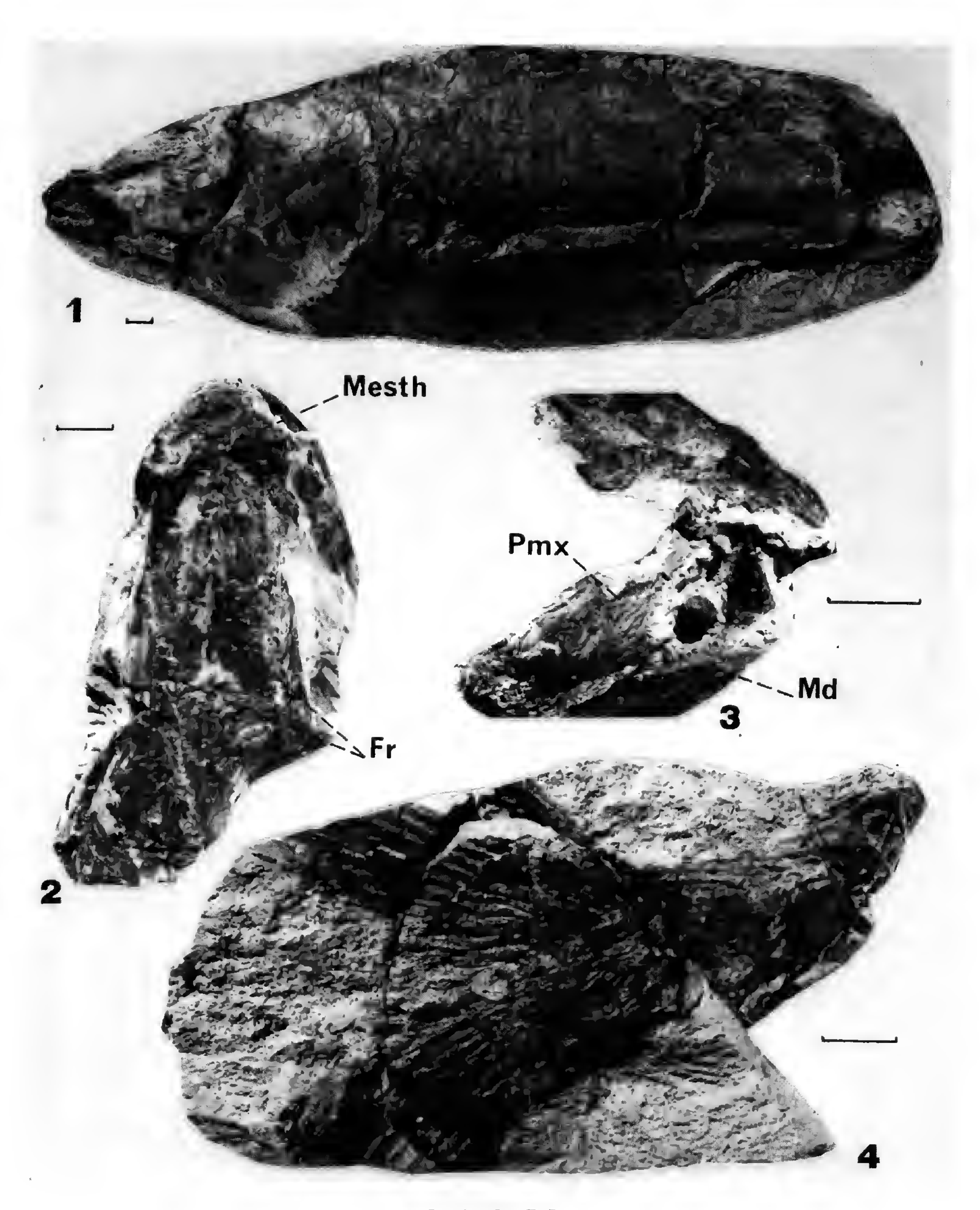


PLANCHE I

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 7, 1985,
section C, n° 2 : 143-155.

Paléoenvironnements des Hétérostracés, Vertébrés agnathes ordoviciens à dévoniens [1]

par Alain BLIECK

Résumé. — Après un rappel historique des idées ayant conduit à considérer les Hétérostracés comme des indicateurs d'eau douce, l'auteur s'appuie sur les données qui contredisent ce schéma pour tenter de montrer que les Hétérostracés sont des indicateurs essentiellement marins, côtiers. On peut néanmoins les rencontrer aussi dans des environnements lagunaires ou de plateforme ouverte. Dans le cas de l'Europe septentrionale et occidentale, les Hétérostracés sont récoltés dans des niveaux particuliers, intercalés dans la masse des faciès détritiques plus ou moins grossiers que sont les Vieux Grès Rouges, déposés dans des paléomilieux intermédiaires en domaine planicôtier.

Abstract. — The heterostracan fishes have classically been considered fresh water indicators. The author here makes a short historical survey of how this idea settled, and then gives some results of recent studies on Ordovician, Silurian, and Devonian faunas which contradict that hypothesis. The heterostracans are thus better considered mainly (but not only) coastal marine indicators, some being found in ancient lagoonal or open shelf environments. In both northern (arctic) and western Europe, they are chiefly collected in very particular beds, interfingered in Old Red Sandstone facies, most probably deposited as intermediate sediments on a "planicoastal" domain.

A. BLIECK, *GRECO 7, Université Lille 1, Sciences de la Terre, B.P. 36, 59655 Villeneuve d'Ascq cedex ; RCP 641 du CNRS.*

INTRODUCTION

Les Hétérostracés sont les Vertébrés les plus anciens, étant connus depuis au moins l'Ordovicien moyen (aux environs de la limite Arenigien-Llanvirnien à ≃ 470 Ma) jusqu'au Dévonien supérieur (Frasnien à ≃ 365 Ma). Ils caractérisent essentiellement l'aire nord-atlantique (Amérique du Nord-Europe) bien que certaines formes proviennent d'Australie (Ordovicien), d'Afrique du Nord (Algérie, Silurien ; Maroc ?, Dévonien), de Sibérie (Dévonien) et peut-être aussi du Kazakhstan (Dévonien). Si l'interprétation paléoécologique des taxons ordoviciens ne pose plus guère de problèmes, par contre celle des groupes siluriens-dévoniens est encore sujette à controverse.

1. Communication présentée aux Journées de la RCP 641 sur les indicateurs paléobiologiques de milieux (Institut de Paléontologie du Muséum, 26 et 27 mars 1984).

Les Hétérostracés : des indicateurs de milieux continentaux ?

Rappelons tout d'abord la vision classique de ce problème, donnée dans tous les manuels scolaires et universitaires : les Hétérostracés, Vertébrés agnathes cuirassés, dépourvus de nageoires paires et récoltés dans les roches sédimentaires de type Vieux Grès Rouges (VGR), auraient vécu sur le continent nord-atlantique en eau douce (lacs, rivières) ou saumâtre (lagunes).

En effet, dès 1835, Sedgwick & Murchison (p. 141-144) mentionnent officiellement dans les VGR d'Écosse la découverte de Vertébrés que Cuvier, Valenciennes & Pentland supposent proches de formes actuelles dulcicoles (cf. *Esox, Dipterus* et surtout cf. *Trionyx*). A l'origine donc les VGR furent assimilés à des dépôts d'eau douce de par leur contenu faunique. La détermination originelle étant toutefois inadéquate (il s'agissait en fait d'*Osteolepis* et *Coccosteus*), l'argument paléoécologique est caduc.

Dans les Pays Baltes également, les premiers Vertébrés dévoniens, des Hétérostracés, furent décrits sous le nom de *Trionyx* (Kutorga, 1837, *in* Tarlo, 1965 : 69 ; en fait *Pycnosteus*) !

Après un premier bilan de l'ichthyofaune des VGR de Grande-Bretagne, de Russie et du Spitsberg dressé par Woodward (1891),Romer & Grove (1935) ont entériné l'hypothèse dulcicole à la fois pour les premiers Hétérostracés de l'Ordovicien (et donc pour l'origine des Vertébrés) et pour ceux du Silurien-Dévonien, en se fondant sur une revue de la nature « supposée » des dépôts sédimentaires.

Puis, Gross (1950), Denison (1956) et surtout White (1958) ont tempéré cette opinion en distinguant cas par cas : ils supposèrent alors que les Hétérostracés ordoviciens et siluriens étaient marins tandis que les groupes dévoniens étaient plutôt dulcicoles avec quelques formes euryhalines et quelques formes marines (parmi les Cyathaspides). Ils aboutissaient ainsi à inverser le schéma de Romer : originellement marins, les Hétérostracés auraient envahi les eaux douces lors des dernières phases des orogenèses calédonienne (Silurien-Dévonien) et acadienne (Dévonien moyen). Dans le cas où les Hétérostracés avaient été récoltés dans des séries dévoniennes présumées marines (Red Bay au Spitsberg ; Czortkow en Podolie), on supposait que leurs cadavres avaient été entraînés en mer par les rivières (Tarlo, 1961 ; Stensiö, 1964 ; Dineley, 1973 ; Halstead, 1973).

Dans le même temps, les études sédimentologiques menées sur les VGR de Grande-Bretagne et du Spitsberg (Allen, 1963-1979 ; Allen & Dineley, 1976 ; Allen & Tarlo, 1963 ; Friend, 1961 ; Friend & Moody-Stuart, 1970-1972 ; etc.) montraient l'existence dans ces séries de caractères de dépôts de haute énergie (torrentiels et/ou deltaïques) avec des traces d'émersion (paléosols, fentes de dessication, etc.) ; ceci renforçait donc l'hypothèse dulcicole pour les Hétérostracés dévoniens.

Cependant, des découvertes de plus en plus nombreuses et variées dans des faciès autres que les VGR (notamment dans des carbonates) montraient que certains Hétérostracés, souvent mêlés à des Invertébrés marins, ont eu une répartition géographique vaste (citons *Protopteraspis, Poraspis, Anglaspis, Allocryptaspis, Corvaspis, Traquairaspis, Lepidaspis, Rhinopteraspis*, etc., dans les séries dévoniennes de l'Arctique canadien et soviétique, de Sibérie, d'Espagne). Une nouvelle hypothèse *ad hoc* était alors avancée pour « expliquer » la

répartition des adultes supposés dulcicoles : leurs larves étaient marines et planctoniques. Cette hypothèse est largement répandue dans le monde anglosaxon (Halstead, 1973 ; Dineley & Loeffler, 1976, 1979 ; Turner & Tarling, 1982).

Données venant contredire le modèle classique

Les Hétérostracés ordoviciens (*Astraspis* et *Eriptychius*, Grès de Harding, USA et Canada ; *Arandaspis* et *Porophoraspis*, Grès de Stairway, Australie) étaient effectivement des formes marines ayant vécu en eaux peu profondes près des côtes : ils ont été récoltés dans des faciès à *Cruziana* (Spjeldnaes, 1967, 1979 ; Ritchie & Gilbert-Tomlinson, 1977).

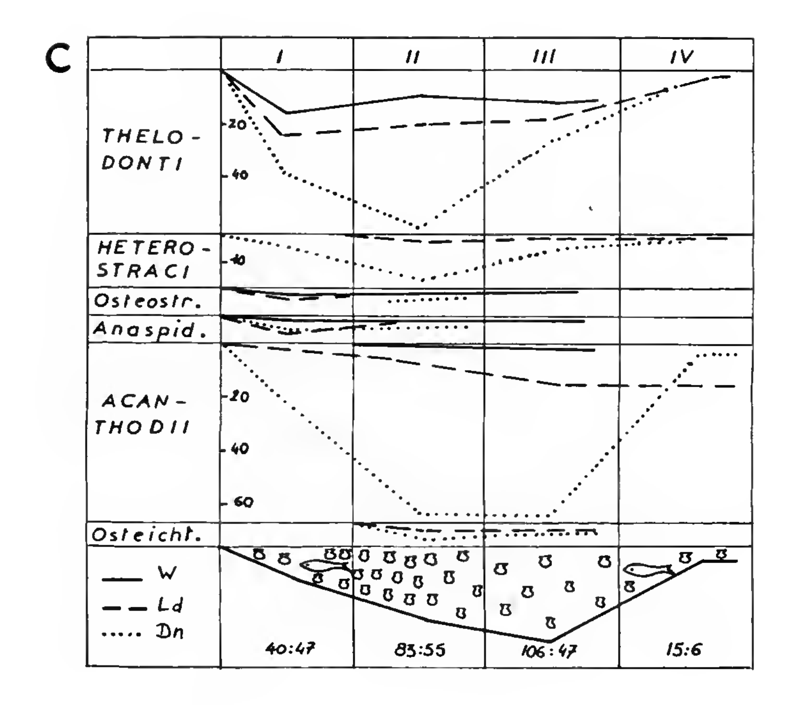
Les Hétérostracés siluriens des USA, de l'Arctique canadien, d'Europe, d'Algérie ont été récoltés dans des roches sédimentaires généralement considérées comme d'origine marine. L'exemple le plus démonstratif que l'on puisse en donner est celui du Silurien d'Estonie-Lettonie (Märss & Einasto, 1978) (fig. 1) ; après analyse de quatre cents échantillons provenant de cinq sondages et de cinq coupes à l'affleurement, ces auteurs ont montré que « l'amplitude des faciès de distribution des Vertébrés siluriens sort largement des limites de la zone littorale ». Les Vertébrés y ont occupé tous les milieux marins où ils sont associés à des groupes spécifiques d'Invertébrés et c'est dans le faciès II (côtier) que les Hétérostracés sont les plus abondants.

Les Hétérostracés dévoniens quant à eux posent encore problème. White, dès 1958, à partir d'arguments tirés de leur répartition géographique, arrive à la conclusion que les Hétérostracés (*Pteraspis* en particulier) étaient les habitants d'eaux marines côtières peu profondes, un ensemble de milieux particulièrement favorables à leur dispersion. C'est cette voie de recherche que j'ai suivie en confrontant les données biogéographiques aux modèles sédimentologiques.

Dans les interprétations développées entre autres par Allen (1965) et Friend & Moody-Stuart (1970-1972) surgissent quelques problèmes :

1. Les trois types de faciès latéraux (de plaine côtière, de transition et de « mer profonde ») définis par Allen dans les VGR supérieurs (Farlovien) de Grande-Bretagne peuvent être replacés dans la paléogéographie d'ensemble des abords de la mer du Nord, développée par Ziegler (1982, pl. 8) : il est alors clair que les VGR passent latéralement à des faciès réputés marins (fig. 2). Dès lors, que signifie le terme « continental » appliqué aux VGR (voir fig. 2D d'après Swift & Aldridge, 1982) ? En effet, ces faciès ne correspondent pas aux zones émergées (zones continentales s.s. ; « positive areas ») mais à des faciès détritiques proximaux de plateforme ; « continental » doit alors être compris dans le sens de terrigène. En somme, le modèle des VGR de Grande-Bretagne n'est pas tellement éloigné de celui du Silurien des Pays Baltes (fig. 1).

2. L'affirmation faite par Friend & Moody-Stuart (1970 : 181 : « The Wood Bay Formation was deposited in fresh-water. This is implied by its fossil content, and supported by some of its sedimentary features », relevée par Goujet, 1984 : 28) aboutit à un raisonnement circulaire : contenu faunique dulcicole → dépôt d'eau douce → poissons d'eau douce, sans oublier que la Formation de Wood Bay (Spitsberg) a livré des indicateurs de



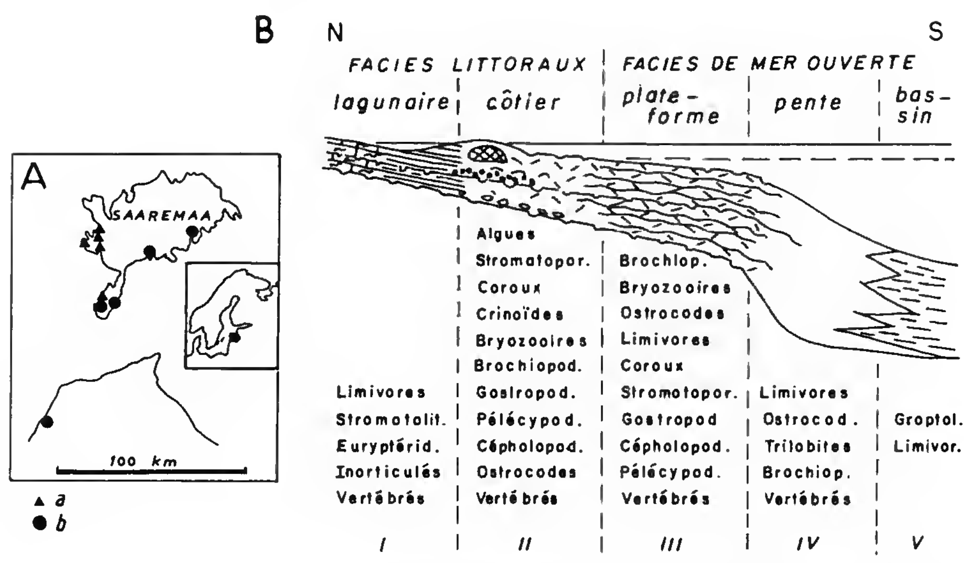


FIG. 1. — Répartition des Vertébrés dans le Silurien des Pays Baltes, d'après MÄRSS & EJNASTO (1978, fig. 1, 2, 5). A : Emplacement des affleurements (a) et des sondages (b) étudiés. B : Schéma des litho- et bio-faciès. C : Nombre d'espèces de Vertébrés selon les faciès au Wenlockien (W), Ludlovien (Ld) et Downtonien (Dn), avec indication du rapport des échantillons à Vertébrés aux échantillons sans Vertébrés (en bas).

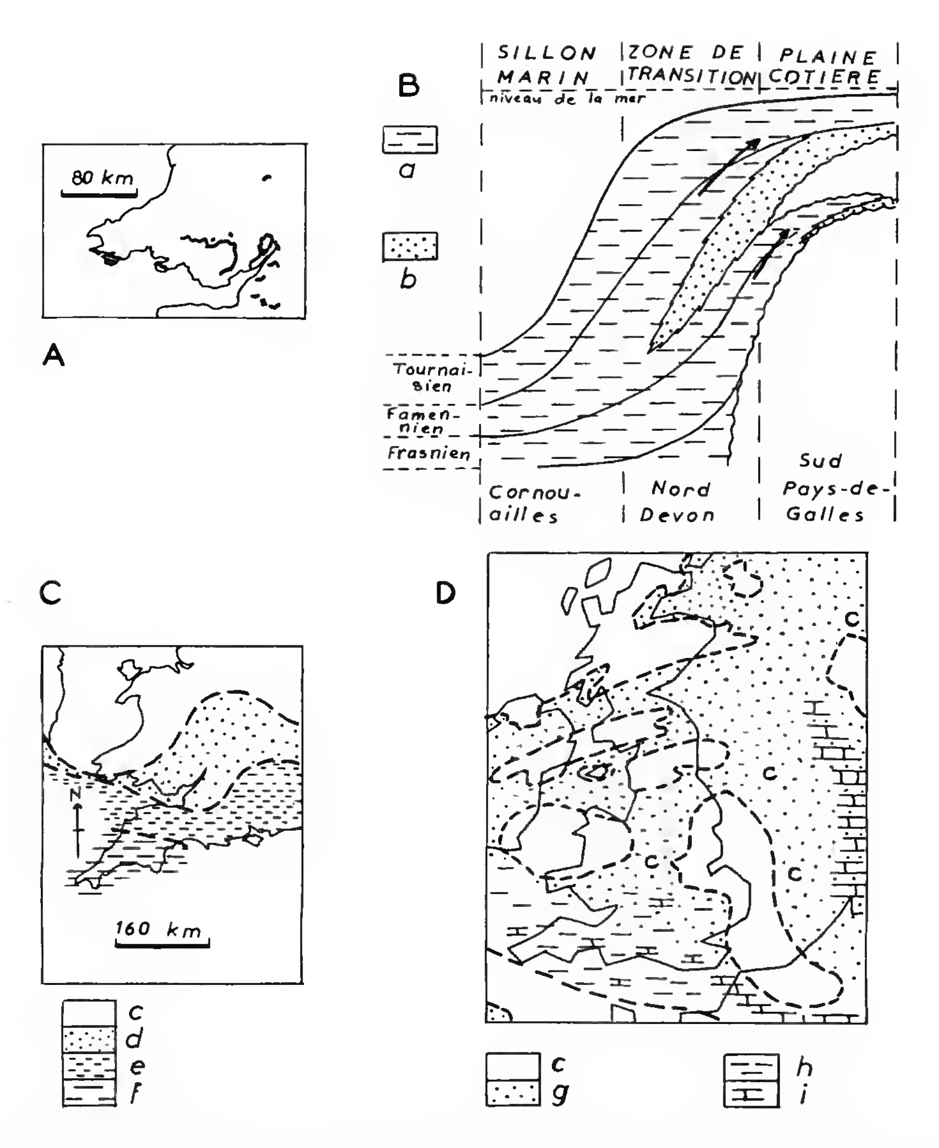


FIG. 2. — Interprétation classique du milieu de dépôt des Vieux Grès Rouges supérieurs du sud-ouest de la Grande-Bretagne. A : Carte schématique des affleurements. B : Schéma d'interprétation des lithofaciès. C-D : Schémas d'interprétation paléogéographique (A-C d'après ALLEN, 1965, fig. 1, 10, 11 ; D d'après SWIFT & ALDRIDGE, 1982, fig. 2A). [a = marin ; b = « continental » ; c = terres émergées ; d = plaine côtière ; e = zone de transition ; f = « mer profonde » ; g = grès (C = « continental ») ; h = « shales » ; i = carbonates.]

milieu marin : *Cruziana* et *Rusophycus* associés à des Lingules et des Ostracodes (GOUJET, 1984, pl. 30).

3. La masse des VGR-types de Grande-Bretagne et du Spitsberg n'est pas homogène. Si elle est constituée en majeure partie de niveaux détritiques azoïques, plus ou moins grossiers, rouges, verts ou gris, à figures sédimentaires faisant pencher en faveur de l'hypothèse d'accumulations de type delta progradant, immergé ou non, il n'en reste pas moins que les niveaux à Vertébrés sont différents. Ceux-ci sont en effet beaucoup plus minces, plus carbonatés, à lamination parallèle et sont intercalés dans les précédents (fig. 3). Des exemples multiples de cette situation ont été publiés notamment par FRIEND, WILLIAMS *et al.* (1978).

Autrement dit, *il n'y a, à mon avis, aucun argument pour dire que les Hétérostracés dévoniens étaient des formes continentales d'eau douce.* Associés à des restes de plantes, des spores et des Arthropodes dans les faciès VGR (c'est-à-dire sans marqueurs marins francs, ce qui n'est pas une preuve de milieu dulcicole), ils sont associés à des Invertébrés marins dans d'autres faciès (Espagne : Gedinnien calcaire à *Platyorthis* ; Artois : Gedinnien gréseux à Acritarches ; Ardenne : Gedinnien schistogréseux à Brachiopodes Articulés ; Massif Rhénan : Siegénien-Emsien ; Sibérie, Arctique canadien, Bohême, etc.).

Enfin, le problème essentiel me semble être un problème d'échelle puisqu'on ne disposait jusqu'à récemment que de modèles d'environnements locaux (le Woodfjord au Spitsberg ; la Bordure Galloise en Grande-Bretagne ; l'Artois en France ; l'Ardenne en Belgique ; le Siegerland en Allemagne ; etc.). Pourtant, des éléments fauniques communs allant jusqu'à 90 % de l'ichthyofaune (entre le Dittonien de Grande-Bretagne et le Gedinnien d'Artois-Ardenne, par exemple) et autorisant des corrélations biostratigraphiques précises me semblent être un argument en faveur sinon d'une identité, du moins d'une ressemblance certaine des paléomilieux.

CHOIX D'AUTRES MODÈLES

Ce sont les données récentes des sondages à terre et en mer du Nord qui ont à mon avis porté le coup décisif à l'hypothèse dulcicole. Les résultats publiés par ZIEGLER (1982, pl. 6-8) montrent clairement que les VGR dévoniens affleurent sous toute la mer du Nord. Les sites à Hétérostracés sont localisés soit dans ces faciès en bordure des aires émergées, soit dans les faciès schisteux ou carbonatés de plateforme : au Dévonien inférieur en Écosse, Pays-de-Galles, Angleterre, France, Belgique, Allemagne, Bohême, Pologne, Pays Baltes (Traquairaspides, Cyathaspides, Ptéraspides, Psammostéides), au Dévonien moyen dans les Pays Baltes (Psammostéides) et au Dévonien supérieur en Écosse, Irlande du Nord et Pays Baltes (Psammostéides). Ainsi même les gisements d'Écosse sont en relation avec les autres bassins ; le prétendu isolement des taxons écossais est donc également insoutenable (fig. 4).

C'est dans ce cadre que j'ai défini pour le Silurien terminal-Dévonien inférieur des associations caractéristiques, baptisées « ichthyofaciès », d'âge et de répartition géographique différents, liés à des faciès sédimentaires différents (BLIECK, 1982*a*-*b*).

A mon avis, ce domaine correspondait à un territoire côtier très plat et subsident où alternaient localement des décharges sédimentaires d'origine continentale, pluridirectionnelles

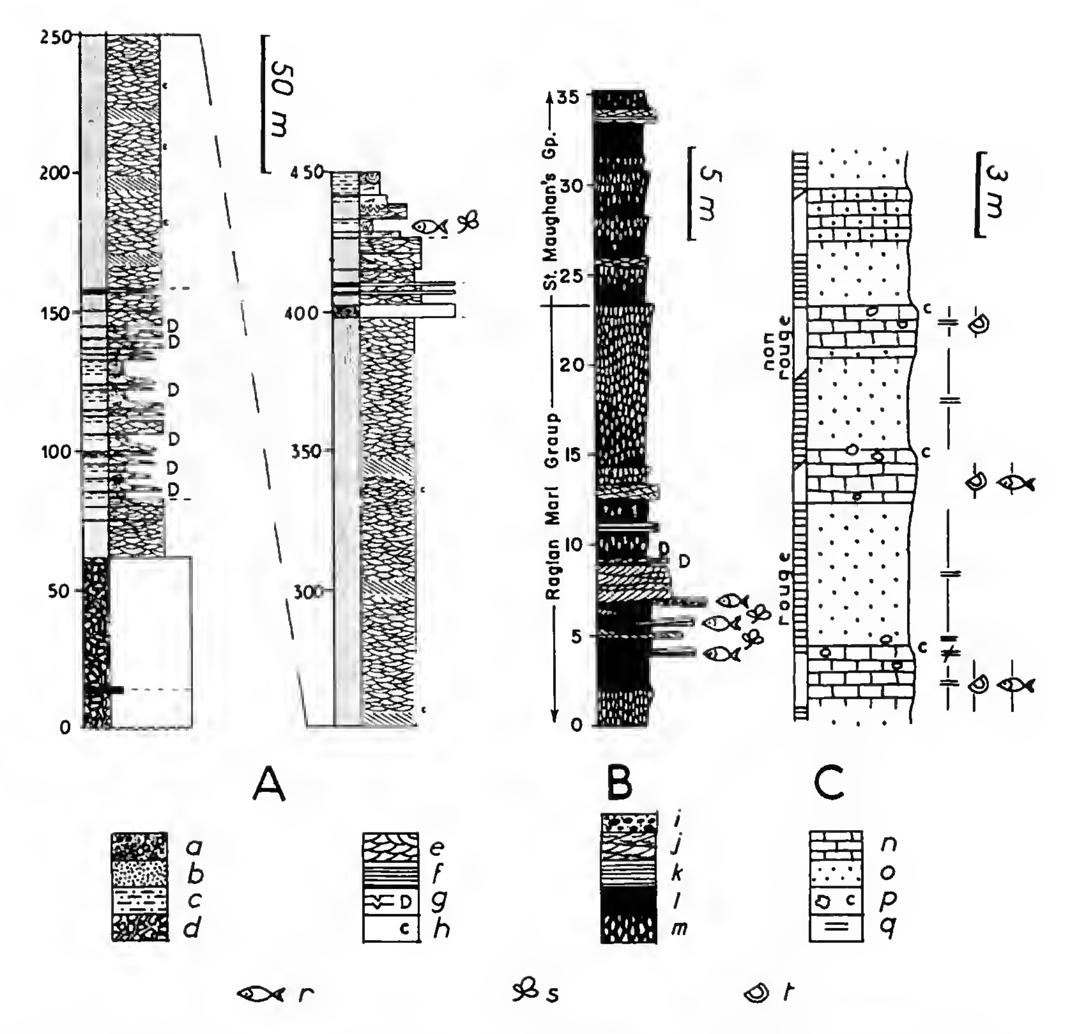


FIG. 3. — Quelques exemples de coupes lithostratigraphiques dans les Vieux Grès Rouges inférieurs de Grande-Bretagne (A-B d'après FRIEND, WILLIAMS *et al.*, 1978, fig. 10, 34) et du Spitsberg (C d'après FRIEND & MOODY-STUART, 1970, fig. 2).

A : Écosse, Stonehaven, Cowie Harbour, Formation de Cowie (Downtonien). [a = conglomérats ; b = grès ; c = microgrès (« siltstones ») ; d = brèches volcaniques ; e = stratification entrecroisée ; f = lamination horizontale ; g = fentes de dessication ; h = concrétions.]

B : Angleterre, Gloucestershire, Lydney Harbour, Downtonien/Dittonien. [i = conglomérats intraformationnels ; j = grès à lamination et/ou stratification entrecroisée ; k = grès à lamination parallèle ; l = pélites (« mudstones ») ; m = faciès noduleux à encroûtements calcaires (« nodular calcrete ») ; D = fentes de dessication.]

C : Svalbard, Spitsberg, Prismefjellet au nord de Verdalen, membre carbonaté de Verdalen (partie terminale de la formation de Wood Bay). [n = calcaires argileux ; o = microgrès ; p = concrétions ; q = stratification parallèle.]

Notez que les niveaux à Vertébrés (r), associés à des plantes (s) ou des Ostracodes (t), ne sont pas confondus avec les niveaux à traces d'émersion (D) en A-B, et qu'ils correspondent à des faciès carbonatés en B-C.

(deltaïques ou non) et des incursions marines littorales (les niveaux à Vertébrés). Il a été qualifié de « planicôtier » par Fischer & Goujet (*in* David *et al.*, 1983). Les Invertébrés marins benthiques y manquaient, sauf exception, car le milieu était défavorable à leur installation. Les accumulations fossilifères correspondent alors à de brusques décharges sédimentaires ayant piégé la faune et la flore mais la situation était différente au pied ou à proximité immédiate des chaînes calédoniennes (Grande-Bretagne : séries VGR épaisses) et loin des chaînes (de l'Artois à la Podolie où les séries dévoniennes sont globalement moins détritiques et plus carbonatées).

Dans ce domaine, le modèle du delta est applicable localement mais le bassin de la mer du Nord et ses abords correspondaient vraisemblablement à un territoire dont des analogues actuels peuvent être recherchés du côté de la baie d'Hudson, du golfe du Bénin ou du golfe du Bengale, et dont un analogue ancien pourrait être la plateforme saharienne au Paléozoïque inférieur (Beuf *et al.*, 1971) : l'échelle de ces différents bassins sédimentaires est en effet tout à fait voisine (fig. 5).

En ce qui concerne le Spitsberg, Birkenmajer (1981) conclut que les VGR se déposaient dans un graben déjà actif, vraisemblablement ouvert sur l'océan Arctique d'alors. Les concentrations en Vertébrés sont d'ailleurs situées dans la partie septentrionale du graben, davantage soumise aux influences marines. J'ai proposé pour les VGR du Spitsberg un environnement de type « fjord » (Blieck, 1984), sous des conditions climatiques bien entendu totalement différentes.

Conclusions

Cette courte analyse n'a pas la prétention de clore le débat. Il me semble néanmoins acquis que :

— les Hétérostracés et leurs faunes associées occupaient des *milieux de transition* ou *milieux intermédiaires* en bordure immédiate des aires continentales émergées, milieux caractérisés par l'alternance de lithofaciès continentaux et de lithofaciès marins côtiers (« fluviomarins » ou « lagunomarins » *sensu* Plaziat, 1982) ;

— les Hétérostracés sont essentiellement des *indicateurs marins côtiers* bien qu'ils aient pu occuper dans quelques cas des environnements lagunaires ou de plateforme distale.

Dès lors, le nombre de formes marines n'a pas diminué de l'Ordovicien au Dévonien mais au contraire augmenté et les radiations adaptatives de la base du Dévonien, du Dévonien moyen et du Dévonien supérieur correspondent à l'occupation de nouvelles niches écologiques au moment des dernières phases majeures de l'orogenèse calédonienne-acadienne. D'une façon générale, il ne me semble pas y avoir eu de Vertébrés dulcicoles avérés avant la fin du Dévonien, puisque même les Crossoptérygiens du Dévonien supérieur étaient en majeure partie des formes marines et que le passage aux Tétrapodes a pu se faire directement à partir de telles formes marines (Thomson, 1980 ; Spjeldnaes, 1982). Dans ces conditions, en ce qui concerne les Hétérostracés en particulier et les Vertébrés en général, il est inutile d'invoquer des scénarios de dispersion compliqués (larves marines, migrations catadromes, adaptations physiologiques) qui sont aussi intestables que rares biologiquement sans

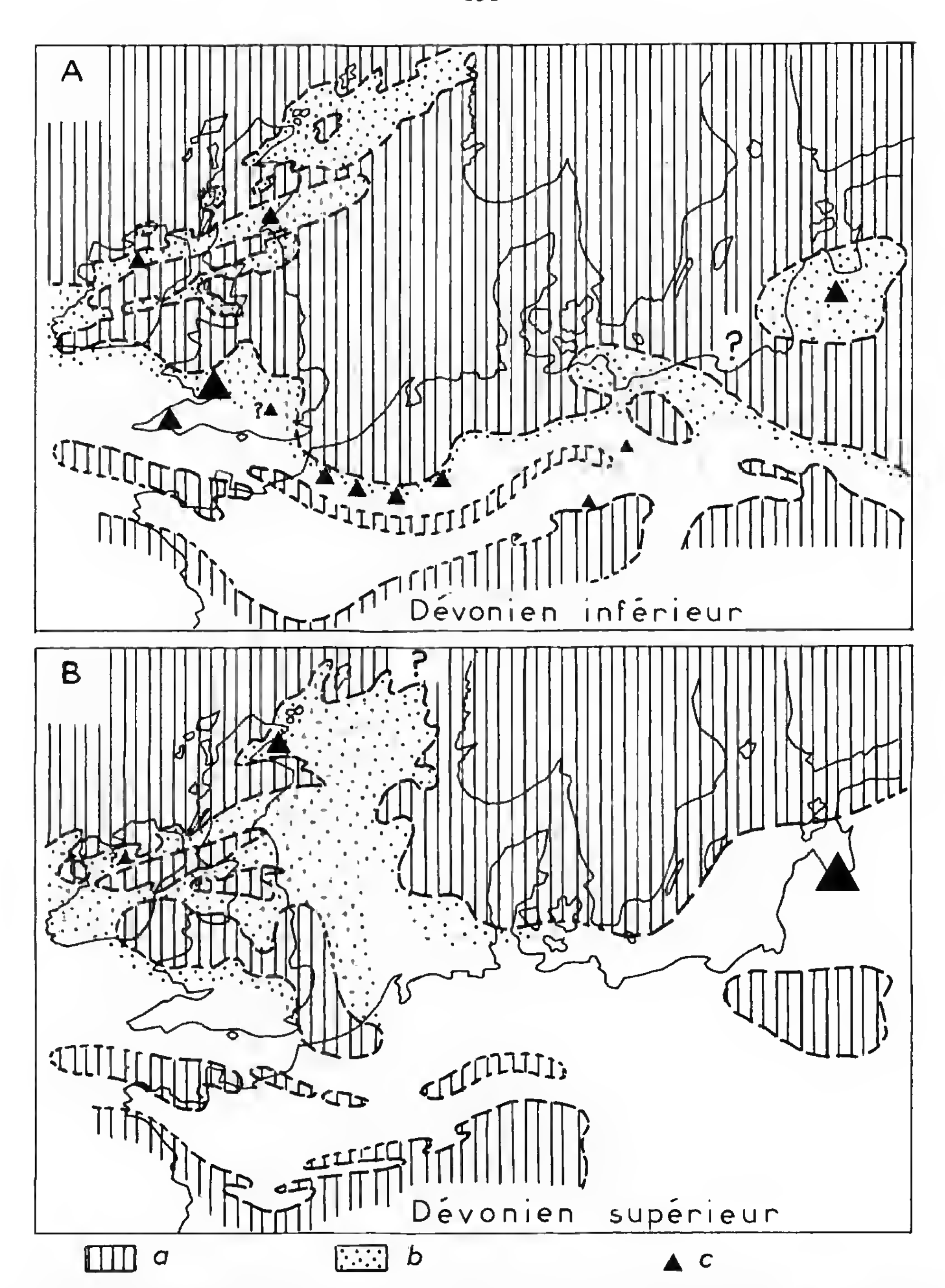
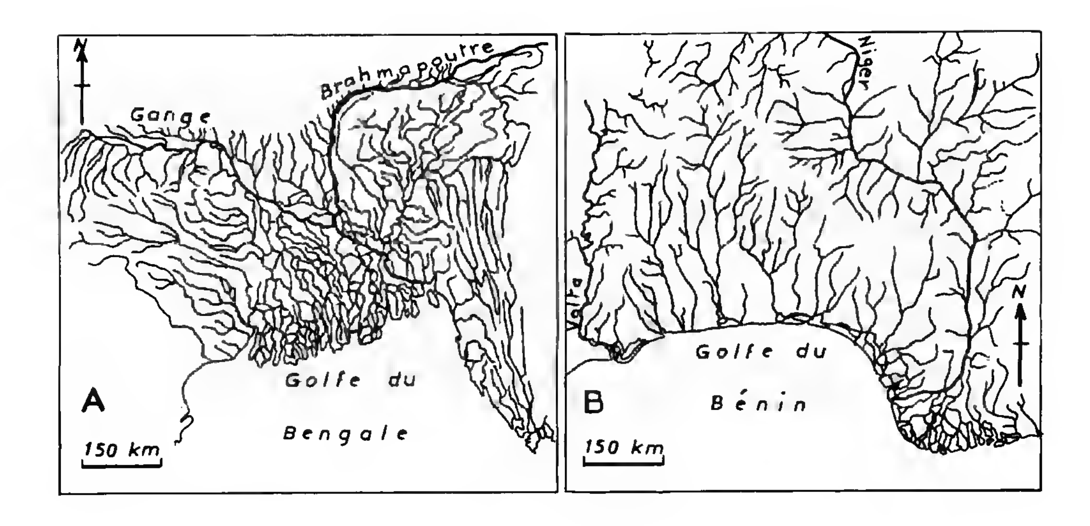


FIG. 4. — Reconstitutions paléogéographiques de l'Europe du nord-ouest au Dévonien (d'après ZIEGLER, 1982, pl. 6, 8) et répartition des Hétérostracés. [a = aires émergées ; b = faciès Vieux Grès Rouges ; c = régions à Hétérostracés.]



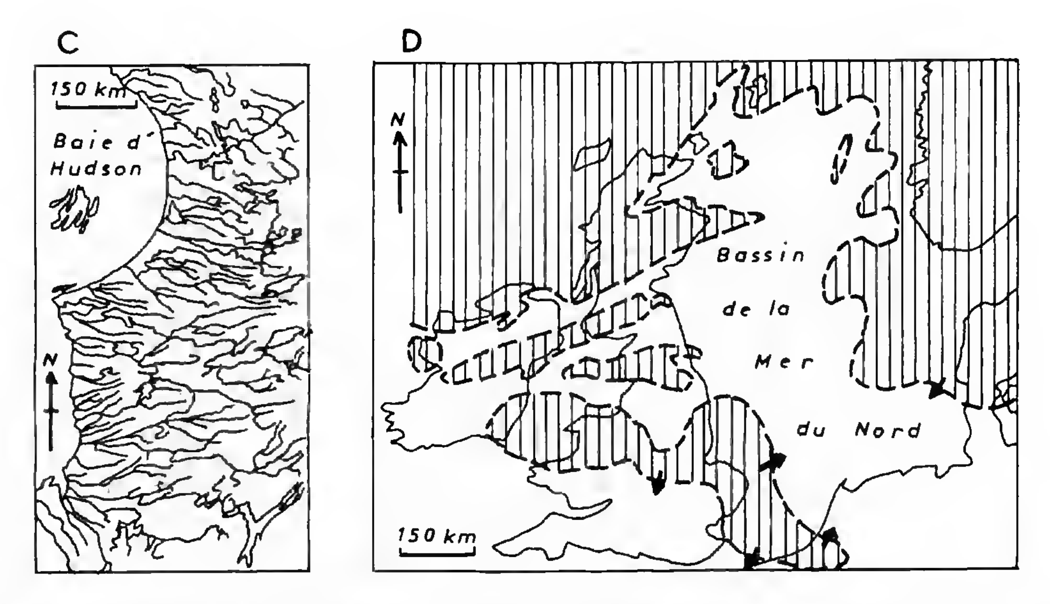


FIG. 5. — Comparaison de la taille de trois systèmes (plani)côtiers actuels (A : Golfe du Bengale ; B : Golfe du Bénin ; C : Baie d'Hudson ; d'après BEUF *et al.*, 1971, fig. 131) et du Bassin de la mer du Nord au Dévonien supérieur (D d'après ZIEGLER, 1982, pl. 8). La partie immergée des deltas du Gange-Brahmapoutre (A) et du Niger (B) n'est pas représentée.

oublier que, dans la nature actuelle, les ichthyofaunes des estuaires et des eaux côtières comportent bien plus d'espèces indigènes marines sténohalines ou euryhalines que d'espèces indigènes dulcicoles et d'espèces diadromes (Perkins, 1974).

RÉFÉRENCES CITÉES

Allen, J. R. L., 1963. — Depositional features of Dittonian rocks : Pembrokeshire compared with the Welsh Borderland. *Geol. Mag.*, Cambridge, **100** (5) : 385-400.

— 1965. — Upper Old Red Sandstone (Farlovian) palaeogeography in South Wales and the Welsh Borderland. *Jl. sedim. Petrol.*, Tulsa, **35** (1) : 167-195.

— 1979. — Old Red Sandstone facies in external basins, with particular reference to southern Britain. *In* : M. R. House, C. T. Scrutton, & M. G. Bassett eds., The Devonian System, *Spec. Pap. Palaeontology*, London, **23** : 65-80.

Allen, J. R. L., & D. L. Dineley, 1976. — The succession of the Lower Old Red Sandstone (Siluro-Devonian) along the Ross-Tewkesbury Spur Motorway (M. 50), Hereford & Worcester. *Geol. Jl.*, Liverpool, **11** (1) : 1-14.

Allen, J. R. L., & L. B. Tarlo, 1963. — The Downtonian and Dittonian facies of the Welsh Borderland. *Geol. Mag.*, Cambridge, **100** (2) : 129-155.

Beuf, S., B. Biju-Duval, O. de Charpal, P. Rognon, O. Gariel, & A. Bennacef, 1971. — Les Grès du Paléozoïque inférieur au Sahara. Sédimentation et discontinuités. Évolution structurale d'un craton. *Publs. Inst. fr. Pétrole*, Coll. « Science et Technique du Pétrole » n° 18, Technip édit., Paris, 464 p.

Birkenmajer, K., 1981. — The geology of Svalbard, the western part of the Barents Sea, and the continental margin of Scandinavia. *In* : A. E. M. Nairn, M. Jr. Churkin, & F. G. Stehli eds., The Ocean Basins and Margins, **5** : The Arctic Ocean, Plenum Press, New-York, p. 265-329.

Blieck, A., 1982*a*. — Les Hétérostracés (Vertébrés, Agnathes) du Dévonien inférieur du Nord de la France et du Sud de la Belgique (Artois-Ardenne). *Annls. Soc. géol. Belg.*, Liège, **105** (1) : 9-23.

— 1982*b*. — Les grandes lignes de la biogéographie des Hétérostracés du Silurien supérieur-Dévonien inférieur dans le domaine nord-atlantique. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, Amsterdam, **38** : 283-316.

— 1984. — Les Hétérostracés Ptéraspidiformes, Agnathes du Silurien-Dévonien du continent nord-atlantique et des blocs avoisinants : révision systématique, phylogénie, biostratigraphie, biogéographie. *Cah. Paléont.*, CNRS édit., Paris, 200 p.

David, B., L. David, J. Durand, V. Eisenmann, J.-C. Fischer, S. Franiatte, J.-C. Gall, D. Goujet, D. Heyler, B. Laurin, J. Le Renard, D. Merle, J. Philip, J.-C. Plaziat, B. Rioult, M. Roux, P. Taquet, & J. Thierry, 1983. — Proposition d'une typologie critique des facteurs de paléomilieux (paléomilieux continentaux et marins non profonds). *In* : Premier Congr. Intern. Paléoécol. (Lyon, 1983), Doc. RCP 641 « Indicateurs paléobiologiques de milieux », 13 p. (ronéotypé).

Denison, R. H., 1956. — A review of the habitat of the earliest vertebrates. *Fieldiana : Geol.*, Chicago, **11** (8) : 359-457.

Dineley, D. L., 1973. — The fortunes of the early vertebrates. *Geology*, Cardiff, **5** : 2-20.

Dineley, D. L., & E. J. Loeffler, 1976. — Ostracoderm faunas of the Delorme and associated Siluro-Devonian Formation, North West Territories, Canada. *Spec. Pap. Palaeontology*, London, **18** : 214 p.

DINELEY, D. L., & J. LOEFFLER, 1979. — Early vertebrates and the Caledonian Earth movements. *In* A. HARRIS, C. H. HOLLAND, & B. E. LEAKE, eds., The Caledonides of the British Isles — Reviewed. *Geol. Soc. Lond. publ.* ; 411-414.

FRIEND, P. F., 1961. — The Devonian stratigraphy of North and Central Vestspitsbergen. *Proc. Yorks. geol. Soc.*, Leeds, 33, 1 (5) : 77-118.

FRIEND, P. F., & M. MOODY-STUART, 1970. — Carbonate deposition on the river flood-plains of the Wood Bay Formation (Devonian) of Spitsbergen. *Geol. Mag.*, London, **107** (3) : 181-195.

FRIEND, P. F., & M. MOODY-STUART, 1972. — Sedimentation of the Wood Bay Formation (Devonian) of Spitsbergen : regional analysis of a late orogenic basin. *Norsk Polarinstit. Skr.*, Oslo, **157** : 77 p.

FRIEND, P. F., B. P. WILLIAMS *et al.*, 1978. — Devonian of Scotland, the Welsh Borderland, and South Wales. *In* : Intern. Symp. Devon. System (P.A.D.S., Bristol, 1978), field-guide, 106 p.

GOUJET, D., 1984. — Les Poissons Placodermes du Spitsberg : Arthrodires Dolichothoraci de la Formation de Wood Bay (Dévonien inférieur). *Cah. Paléont.*, CNRS édit., Paris, 284 p.

GROSS, W., 1950. — Die paläontologische und stratigraphische Bedeutung der Wirbeltierfaunen des Old Reds und der Marinen Altpaläozoischen Schichten. *Abh. dt. Akad. Wiss. Berl.*, Mat. Nat. Kl., **1** : 130 p.

HALSTEAD, L. B., 1973. — The heterostracan fishes. *Biol. Rev.*, Cambridge, **48** (3) : 279-332.

MÄRSS, T. & R. ÉJNASTO, 1978. — [Distribution of vertebrates in deposits of various facies in the North Baltic Silurian]. *Eesti NSV Tead. Akad. Toim.*, **27**, K. Geol. (1) : 16-22, Tallinn (en russe, résumé en anglais).

PERKINS, E. J., 1974. — The biology of estuaries and coastal waters. Academic Press, London & New-York, 678 p.

PLAZIAT, J.-C., 1982. — Introduction à l'écologie des milieux de transition eau douce-eau salée pour l'identification des paléoenvironnements correspondants. Critique de la notion de domaine margino-littoral. *In* : Symp. Assoc. Sédiment. Fr. « Transition eaux douces-eaux salées, sédimentologie, géochimie, écologie », *Mém. Soc. géol. Fr.*, N. S., Paris, **61** (144) : 187-206.

RITCHIE, A., & J. GILBERT-TOMLINSON, 1977. — First Ordovician vertebrates from the Southern hemisphere. *Alcheringa*, **1** : 351-368.

ROMER, A. S., & B. H. GROVE, 1935. — Environment of the early vertebrates. *Am. Midl. Nat.*, Notre-Dame, **16** (6) : 805-856.

SEDGWICK, A., & R. I. MURCHISON, 1835. — On the structure and relations of the deposits contained between the Primary rocks and the Oolitic Series on the North of Scotland. *Tr. Geol. Soc. London*, 2nd ser., **3** : 125-160 (1828-1835).

SPJELDNAES, N., 1967. — The palaeoecology of the Ordovician vertebrates of the Harding Formation. *In* : « Problèmes actuels de Paléontologie (Évolution des Vertébrés) », Coll. intern. CNRS, Paris, **163** : 11-20.

— 1979. — The palaeoecology of the Ordovician Harding Sandstone (Colorado, U.S.A.). *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, Amsterdam, **26** : 317-347.

— 1982. — Palaeoecology of *Ichthyostega* and the origin of the terrestrial vertebrates. *In* : E. M. GALLITELLI ed., Meet. Palaeont. Essent. Histor. Geol. (Venice, 1981). Mucchi publ., Modena. 323-343.

STENSIÖ, E. A., 1964. — Les Cyclostomes fossiles ou Ostracodermes. *In* : J. PIVETEAU ed., Traité de Paléontologie. Masson édit., Paris, **4** (1) : 96-382.

SWIFT, A., & R. J. ALDRIDGE, 1982. — Conodonts from the Upper Permian strata of Nottinghamshire and North Yorkshire. *Palaeontology*, London, **25** (4) : 845-856.

TARLO, L. B. Halstead, 1961. — *Rhinopteraspis cornubica* Mc Coy, with notes on the classification and evolution of the pteraspids. *Acta palaeont. pol.*, Warszawa, **6** (4) : 367-400.

— 1965. — Psammosteiformes (Agnatha) — A review with descriptions of new material from the Lower Devonian of Poland. II. Systematic part. *Palaeont. Polon.*, Warszawa, **15** : 168 p.

THOMSON, K. S., 1980. — The ecology of Devonian lobe-finned fishes. *In* : A. L. PANCHEN ed., The terrestrial environment and the origin of land vertebrates. System. Assoc. Spec. Vol., **15** : 187-222, Academic Press, London.

TURNER, S., & D. H. TARLING, 1982. — Thelodont and other agnathan distributions as tests of Lower Palaeozoic continental reconstructions. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, Amsterdam, **39** : 295-311.

WHITE, E. I., 1958. — Original environment of the craniates. *In* : T. S. WESTOLL ed., Studies on fossil vertebrates, presented to D.M.S. Watson. London, **11** : 212-234.

WOODWARD, A. S., 1891*a*. — The Devonian fish-fauna of Spitzbergen. *Ann. Mag. nat. Hist.*, London, **6** (8) : 1-15.

— 1891*b*. — Catalogue of the fossil fishes in the British Museum (Natural History). Part II : Elasmobranchii (Acanthodii), Holocephali, Ichthyodorulites, Ostracodermi, Dipnoi, and Teleostomi (Crossopterygii and Chondrostean Actinopterygii). London, 567 p., 16 pl.

ZIEGLER, P. A. (ed.), 1982. — Geological atlas of western and central Europe. Shell Intern. Petrol., Elsevier publ., Amsterdam-New-York, 130 p., 40 pl.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 7, 1985,
section C, n° 2 : 157-173.

Equus mosbachensis et les grands Chevaux de la Caune de l'Arago et de Lunel-Viel : crâniologie comparée

par Véra Eisenmann, Évelyne Crégut-Bonnoure et Anne-Marie Moigne

Résumé. — La comparaison de restes crâniens de Chevaux fossiles du Pléistocène moyen d'Europe (Mosbach, Caune de l'Arago, Lunel-Viel) met en évidence des différences importantes dans les longueurs relatives des museaux. Des différences semblables se retrouvent chez d'autres Caballins pléistocènes et actuels. Elles ne semblent pas pouvoir être expliquées par l'âge des individus ni par une variabilité intraspécifique, allométrique ou non. Elles pourraient résulter d'adaptations écologiques (raccourcissement du museau en réponse à un refroidissement), menant éventuellement à des spéciations. Des régressions sur des mesures crâniennes d'*Equus przewalskii* actuels permettent d'estimer la longueur du museau lorsqu'on connaît la longueur du diastème maxillaire ou mandibulaire.

Abstract. — Within the general framework of craniological studies on Caballine horses, statistical formulas were worked out, giving the muzzle length when either the length of the maxillary diastema or the length of the mandibular one are known. The study of cranial remains from Mosbach, Arago and Lunel-Viel points to major differences in the muzzle proportions : long muzzle in *E. mosbachensis*, very short in the Arago horse and of moderate length in the Lunel-Viel *Equus*. Such differences were also found between numerous Pleistocene and modern Caballine skulls. The long snouted group comprises skulls from the Middle Pleistocene of Myssy (Soviet Union), the Upper Pleistocene of Val di Chiana (Italy) and the Neolithic of Dereivka (Soviet Union) as well as some modern large horses. The short snouted group comprises Middle Pleistocene skulls from Toungouze (Soviet Union), Upper Pleistocene skulls from Alaska, Siberia and Western Europe (Grenelle, Jaurens, San Sidero, Schussenried) as well as some modern ponies. The differences in the relative muzzle length cannot be accounted for by individual age variation nor by any usual intraspecific variability, allometric or not. They could result from climatic adaptations (Allen's law accounting for short muzzles) possibly leading to more or less perfect speciations.

Key words. — Modern and fossil caballine *Equus*, skulls, adaptations, taxonomy.

V. Eisenmann, *UA 12 du CNRS, Institut de Paléontologie, 8, rue Buffon, 75005 Paris.*
E. Crégut-Bonnoure, *Muséum Requien, 67, rue Joseph Vernet, 84000 Avignon.*
A.-M. Moigne, *Laboratoire d'Anthropologie, Faculté de Médecine Nord, Bd Pierre-Dramart, 13326 Marseille cedex 3.*

Introduction

Un Cheval de grande taille a été décrit en 1915 par von Reichenau des sables de Mosbach, près de Mayence (R.F.A.). Cette espèce, *Equus mosbachensis*, fut fondée sur un matériel riche et varié comprenant notamment deux crânes assez bien conservés. Depuis,

une partie du matériel a été détruite ou perdue et de nouvelles pièces ont été récoltées (Brüning, 1974). L'une d'entre nous a étudié les restes du Cheval de Mosbach actuellement conservés au Musée d'Histoire naturelle de Mayence.

Des restes d'un grand Cheval font aussi partie des nombreux fossiles récoltés depuis plus de vingt ans à la Caune de l'Arago, Tautavel, Pyrénées-Orientales (H. de Lumley & M. A. de Lumley, 1971). D'abord réduits à une trentaine de dents et quelques phalanges, ils furent attribués à *Equus mosbachensis* (Prat, 1968 : 257). Un matériel dentaire et squelettique plus abondant conduisit ensuite à individualiser la forme de l'Arago (Crégut, 1979 : 305) sous le nom d'une sous-espèce nouvelle : *E. mosbachensis tautavelensis* (Crégut, 1980*a*).

Pendant la même période, d'autres restes de Chevaux de grande taille ont été mis au jour, également dans le sud de la France, dans les grottes de Lunel-Viel, Hérault (M. F. & E. Bonifay, 1965). Ils ont aussi été attribués à une sous-espèce nouvelle du Cheval de Mosbach : *E. mosbachensis palustris* (M. F. Bonifay, 1980).

Grâce à l'obligeance de Mme Bonifay et de M. de Lumley, nous avons pu revoir le matériel crânien de Lunel-Viel et de l'Arago. Cette étude nous a conduites à reconsidérer les deux attributions spécifiques : les crânes des Chevaux de l'Arago et de Lunel-Viel paraissent fort différents de celui d'*E. mosbachensis* et ne se ressemblent pas non plus entre eux.

Techniques d'étude et matériel

Techniques d'étude

Les analyses multidimensionnelles de 33 variables sur 350 crânes d'*Equus* actuels ont fait ressortir l'intérêt d'une dizaine d'entre elles (Eisenmann, 1979), notamment celles qui décrivent les proportions du museau et du palais. Le matériel crânien fossile, souvent fragmentaire, peut permettre de mesurer d'une part la longueur du palais, d'autre part les largeurs du museau, alors que la longueur exacte de celui-ci reste inconnue. Pour y remédier, nous avons cherché à estimer cette longueur à partir de celles des diastèmes maxillaire et mandibulaire, plus fréquemment observables.

Comme on pouvait s'y attendre, il existe une bonne corrélation (tabl. I) entre ces variables. Nous avons calculé les axes de régression majeurs réduits correspondant (Imbrie, 1956) sur une trentaine de têtes d'*E. przewalskii* actuels d'âges variés (fig. 1 et 2). Connaissant les pentes « a » des droites et leurs ordonnées à l'origine « b » (tabl. I), il est facile de calculer la longueur « x » d'un museau à partir de la longueur « y » d'un diastème, puisque

Tableau I. — Corrélation entre la longueur du museau (mesure 5) et les longueurs des diastèmes maxillaire (mesure 6) et mandibulaire (mesure 3') chez des *Equus przewalskii* actuels.

	n	R	a	b
5/6	28	0,92	1,147	—51,2
5/3'	30	0,90	1,018	—38

n = nombre de têtes osseuses ; R = coefficient de corrélation ; a = pente de l'axe majeur réduit ; b = ordonnée à l'origine.

y = ax + b. On peut critiquer l'application de ces constantes à des Caballins fossiles différents d'*E. przewalskii.* Cependant, à chaque fois que nous avons testé cette démarche sur des spécimens fossiles complets, la longueur calculée du museau différait peu de la valeur mesurée (moins de 5 mm le plus souvent, 8 mm dans un seul cas). Nous avons donc appliqué cette technique à l'étude des crânes de Mosbach, l'Arago et Lunel-Viel.

La comparaison des morphologies crâniennes se fait facilement par des diagrammes de rapport (SIMPSON, 1941) qui permettent de bien visualiser les différences de taille et de proportions (EISENMANN, 1982 et *sous presse*). Nous allons présenter et discuter ces diagrammes pour *E. mosbachensis* de Mosbach et les Chevaux de Lunel-Viel et de l'Arago, en comparaison avec d'autres Caballins, actuels et fossiles.

TABLEAU II. — Reconstitution de dimensions crâniennes (en millimètres) chez des Chevaux du Pléistocène moyen d'Europe ; les dimensions estimées sont entre parenthèses.

MESURES	MOSBACH	ARAGO	LUNEL-V.
1	600	—	514
2-5	(156,6)	185	(153,6)
4	—	151	—
5	(157,4)	(135,8)	(141,4)
6	127,2	—	108
7	101	106	90
8	197	194	167
13	246	(215)	(215)
15	123	115	117
16	—	73,7	—
17	(76)	78	71
17b	55,5	56,3	43,7
20	—	14	14
21	65	58	66,5
23	466	—	415
24	242	236	(195)
25	(123)	—	110
28	—	(86)	104

1 = longueur basilaire ; 2-5 = longueur du palais ; 4 = distance vomer-basion ; 5 = longueur du museau ; 6 = longueur du diastème ; 7 = longueur des prémolaires ; 8 = longueur de la série jugale ; 13 = largeur frontale ; 15 = largeur crânienne ; 16 = largeur de la protubérance occipitale externe ; 17 = largeur du museau en arrière des I^3 ; 17b = largeur du museau au niveau de son étranglement ; 20 = hauteur du méat auditif externe ; 21 = diamètre antéropostérieur de l'orbite ; 23 = longueur de la ligne oculaire antérieure ; 24 = longueur de la ligne oculaire postérieure ; 25 = hauteur de la face ; 28 = hauteur du crâne.

Pour la technique de mesure, voir EISENMANN, 1980, fig. 4-6.

Matériel

Les deux crânes figurés par VON REICHENAU (1915, pl. XI, fig. 3-5) ont disparu pendant la dernière guerre de sorte que nous avons reconstitué les dimensions crâniennes d'*E. mosbachensis* d'après la bibliographie (VON REICHENAU, 1915 ; GROMOVA, 1949, t. 1, tabl. 1) et d'après les mesures prises sur quatre fragments crâniens et onze fragments mandibulaires. Pour le Cheval de l'Arago, nous disposions de seize fragments crâniens et dix

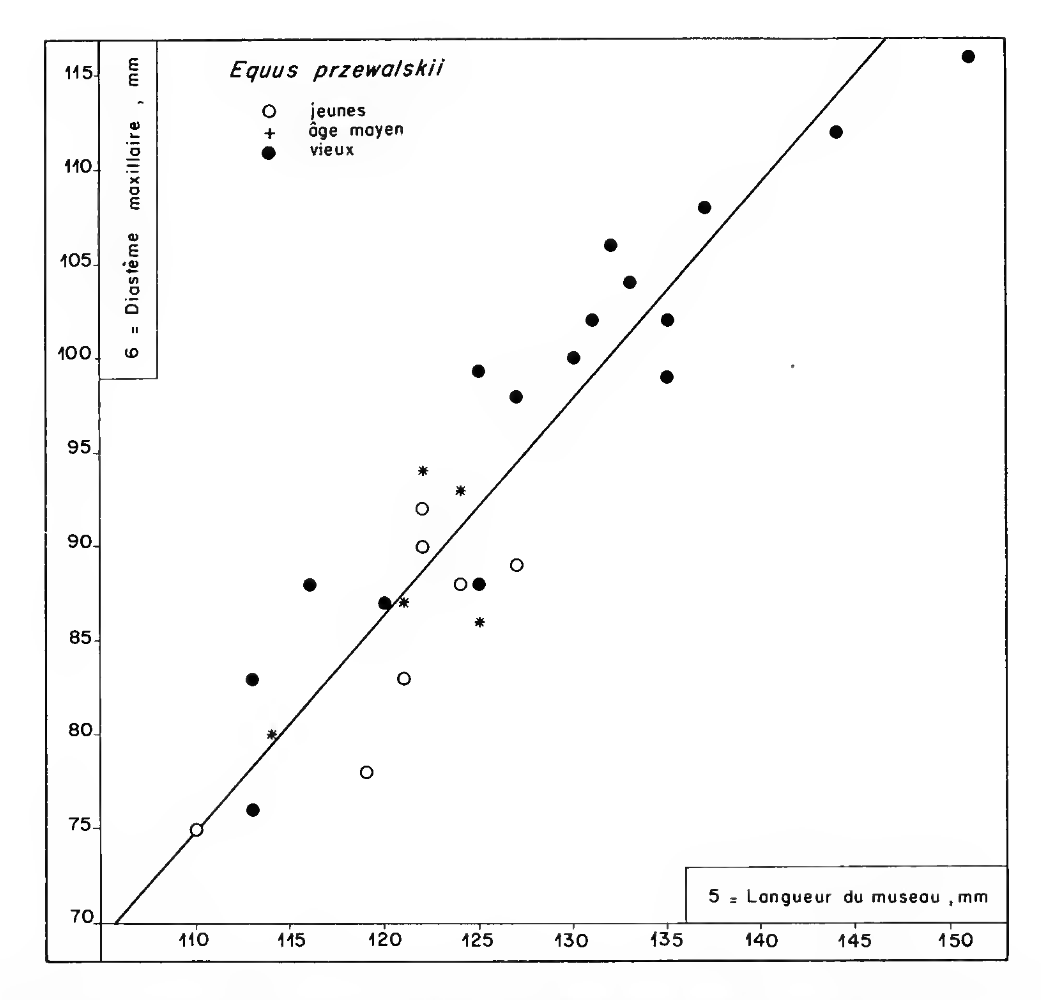


Fig. 1. — Diagramme de dispersion et axe majeur réduit des longueurs des diastèmes maxillaires (mesure 6) en fonction des longueurs des museaux (mesure 5) de 28 têtes osseuses d'*Equus przewalskii* actuels.

mandibulaires ; pour le Cheval de Lunel-Viel, du crâne presque complet décrit par M. F. Bonifay (1980) et remesuré par nous.

Les données sur les crânes de Dereivka (Ukraine), Grenelle (Seine) et Schussenried (Würtemberg) ont été prises dans les publications de Bibikova (1967), Prat (1968) et von Reichenau (1915) ou reconstituées d'après les illustrations correspondantes. Tout le reste du matériel de comparaison actuel et fossile a fait l'objet d'un examen direct. Nous remercions tous les conservateurs et chercheurs qui nous ont donné accès à ces collections ou facilité leur étude, notamment : A. Azzaroli et C. De Giuli à Florence, M. F. Bonifay et H. de Lumley à Marseille, H. Brüning à Mayence, I. A. Dubrovo et V. I. Zhegallo à Moscou.

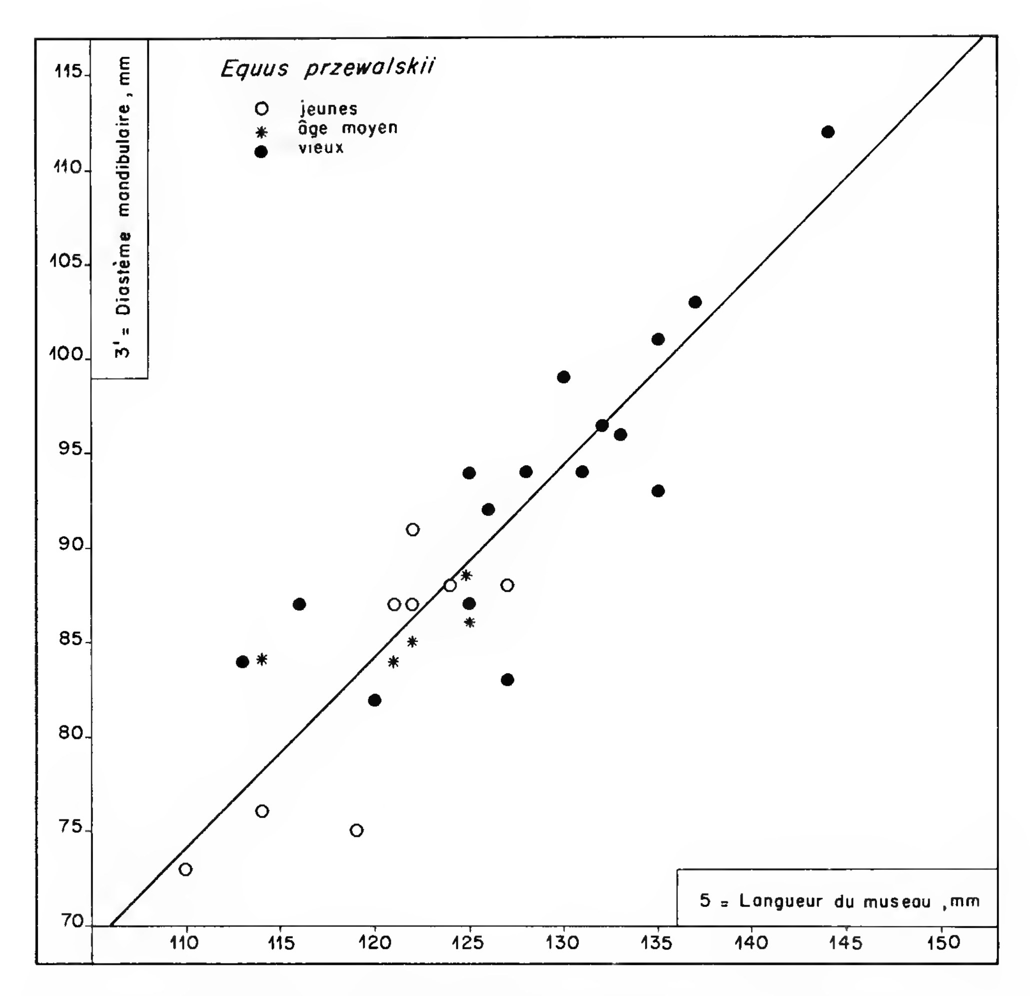


FIG. 2. — Diagramme de dispersion et axe majeur réduit des longueurs de diastèmes mandibulaires (mesure 3′) en fonction des longueurs des museaux (mesure 5) de 29 têtes osseuses d'*Equus przewalskii* actuels.

Equus mosbachensis de Mosbach

La plupart des fossiles de Mosbach proviennent des sables gris qui témoignent d'une alternance de conditions froides et chaudes. Le niveau fossilifère lui-même correspondrait à un épisode tempéré, placé vers la fin du Cromérien, il y a un peu moins de 700 000 ans (BRÜNING, 1974, 1978).

L'ensemble des données bibliographiques et directes permet de reconstituer à peu près les dimensions (tabl. II) et les proportions (fig. 3) du crâne d'*E. mosbachensis*. Ainsi, la longueur moyenne (127,25 mm) de quatre diastèmes maxillaires (3 spécimens décrits par

von Reichenau et 1 nouveau) permet d'estimer la longueur du museau à 155,5 mm ((127,25 + 51,2)/1,147 = 155,5). La longueur moyenne (122,6 mm) de onze diastèmes mandibulaires (7 décrits par von Reichenau, 4 nouveaux) conduit à l'estimer à 157,7 mm ((122,6 + 38)/ 1,018 = 157,7). Enfin, la longueur publiée par Gromova est de 159 mm. Nous avons retenu pour le museau d'*E. mosbachensis* la moyenne de ces trois valeurs : 157,4 mm.

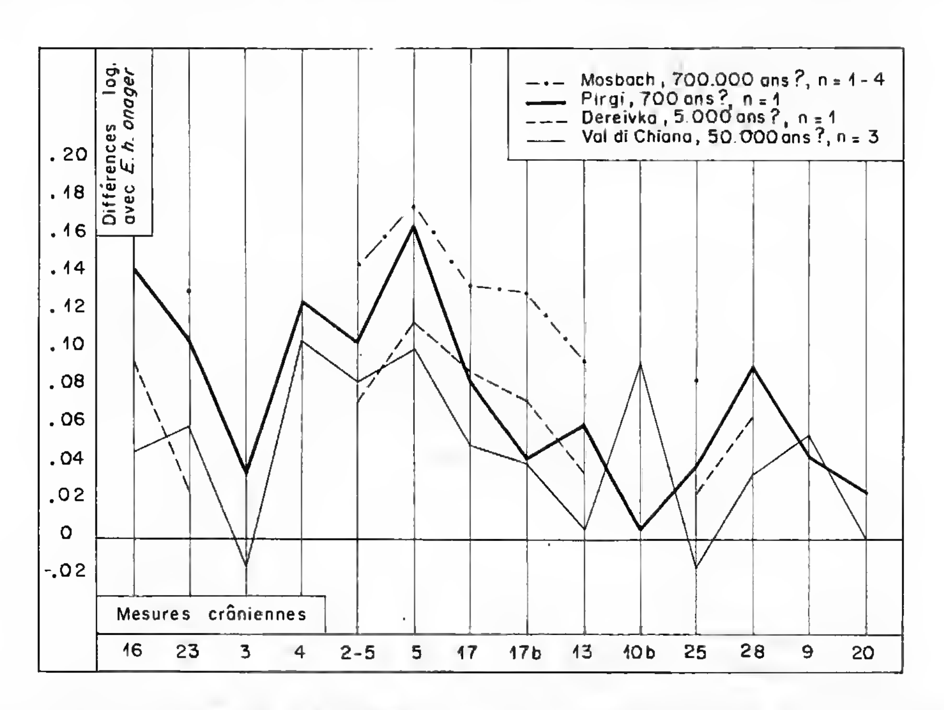


Fig. 3. — Chevaux à museaux longs : diagrammes des rapports (diagramme de Simpson) de diverses dimensions crâniennes comparées à celles des *Equus hemionus onager* (n = 16).

16 = largeur de la protubérance occipitale externe ; 23 = longueur de la ligne oculaire antérieure ; 3 = distance palais-vomer ; 4 = distance vomer-basion ; 2-5 = longueur du palais ; 5 = longueur du museau ; 17 = largeur du museau en arrière des I^3 ; 17bis = largeur du museau au niveau de son étranglement ; 13 = largeur frontale ; 10bis = largeur postérieure des choanes ; 25 = hauteur de la face ; 28 = hauteur du crâne ; 9 = longueur des choanes ; 20 = hauteur du méat auditif externe.

Pour la technique de mesure des têtes osseuses, voir Eisenmann, 1980, fig. 4-8.

Les dimensions crâniennes sont très grandes et le museau (mesure 5) long, notamment par rapport au palais. D'autres Caballins de grande taille présentent aussi des museaux longs. C'est le cas de certains Chevaux de trait actuels (Eisenmann, 1982, fig. VII ; *sous presse*, fig. 10) et aussi du crâne de Pirgi, Italie (fig. 3), d'âge probablement médiéval, conservé à l'Institut de Géologie de Florence. D'autres crânes présentent également des museaux longs mais sont de dimensions moyennes, notamment : deux crânes de Myssy sur la Volga, appartenant au complexe rissien de Chosar (Vangenheim et Zhegallo, 1982 : 320) et conservés au Musée Géologique de Moscou ; trois crânes du Val di Chiana, Italie, conservés à Florence et dont l'âge pourrait être compris entre 10 000 et 100 000 ans (De Giuli, *comm. pers.*) ; le crâne de Dereivka, en Ukraine, qui appartiendrait au plus ancien

Cheval domestique connu (Bibikova, 1967, fig. 1) et les crânes actuels de race « Arabe ». Remarquons que les museaux longs ne sont pas l'apanage des animaux âgés même si chez les individus très vieux d'*E. przewalskii*, le museau est incontestablement allongé (fig. 1 et 2).

Au total le morphotype à museau long est connu du Pléistocène moyen jusqu'à nos jours. Il s'observe à la fois chez des individus jeunes et vieux, de tailles grande et moyenne.

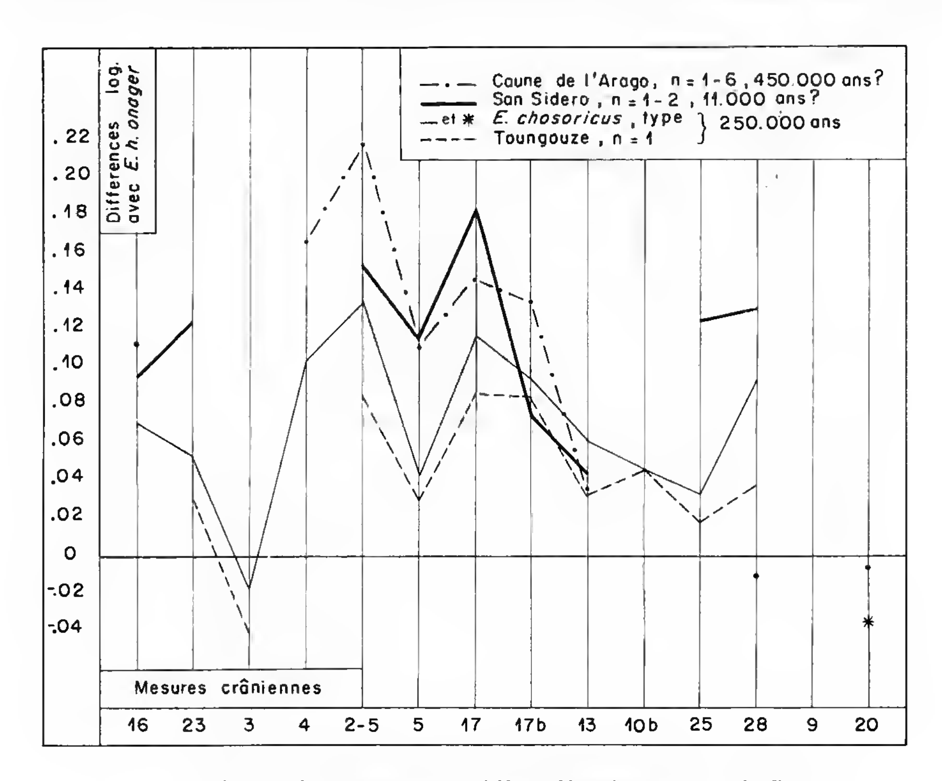


Fig. 4. — Chevaux à museaux courts. Mêmes légendes que pour la figure 3.

Equus cf. *chosaricus* de la Caune de l'Arago

Les Chevaux que nous avons étudiés proviennent tous de la série supérieure (Crégut, 1979) dont ils constituent les fossiles les plus fréquents (Moigne, 1983). Leur âge est discuté : Mindel supérieur pour les uns (Crégut, 1980*b* ; Guérin, 1980), Riss pour d'autres (Chaline, 1971, 1981). De toute façon, il s'agit d'une faune froide (Renault-Miskowsky, 1980).

Nous ne disposons pas de crâne complet pour le Cheval de l'Arago mais de nombreux fragments permettent d'en reconstituer les dimensions approximatives (tabl. II) ; la longueur du museau a été estimée à partir de la moyenne de six diastèmes mandibulaires (100,3 + 38)/1,018 = 135,8). Certaines dimensions sont voisines de celles du Cheval de Mosbach

(longueurs dentaires (7, 8), largeurs du museau (17, 17bis), longueur de la ligne oculaire postérieure (24) mais les deux formes diffèrent par la longueur du museau, beaucoup plus courte chez le Cheval de l'Arago. Les diagrammes des rapports illustrent bien ce point : le « pic » de la figure 3 est en face de la mesure 5 (longueur du museau), celui de la figure 4 est en regard de la mesure 2-5 (longueur du palais).

Le crâne du Cheval de l'Arago évoque, en plus grand, ceux d'*E. caballus chosaricus* (Gromova, 1949, t. 1 : 128). Les deux spécimens (le type 113-165 des collections du PIN de Moscou et un autre crâne, 113-174) proviennent de la presqu'île de Toungouze sur la Volga. D'après Vangenheim & Zazhigin (1982 : 276) et Nikiforova *& al.* (1982, tabl. 19), leur âge est rissien. La figure 4 montre que les crânes de Toungouze, ainsi que celui de l'Arago, ont un museau relativement court.

De nombreux autres Chevaux ont des museaux courts : certains Poneys actuels, les *Equus lambei* de l'Alaska et de la Sibérie orientale, les *Equus* cf. *gallicus* de Schussenried et de Jaurens et *Equus* cf. *germanicus* de Grenelle (Eisenmann, 1982, fig. VIII ; *sous presse*, fig. 9 et 11). Il faut y ajouter (fig. 4) le crâne du Pléistocène supérieur de San Sidero-3, Italie (Turbanti, 1982). Bien que la longueur du museau puisse augmenter avec l'âge, ainsi que nous l'avons vu pour notre échantillon d'*E. przewalskii*, les museaux courts ne se rencontrent pas uniquement chez les individus jeunes.

En somme, le morphotype à museau court (fig. 4) est lui aussi connu depuis le Pléistocène moyen jusqu'à nos jours. Il se rencontre chez des individus jeunes et vieux, de grande, moyenne et petite taille.

Equus cf. *przewalskii* de Lunel-Viel

Les fossiles proviennent de Lunel-Viel I et IV. Le remplissage des deux grottes aurait été à peu près contemporain et daterait de l'interglaciaire Mindel-Riss (M. F. & E. Bonifay, 1965 ; M. F. Bonifay, 1980).

Les dimensions du crâne à peu près complet sont dans le tableau II. La longueur mesurée du museau est de 144 mm ; la longueur estimée à partir du diastème maxillaire est plus faible (108 + 51,2/1,147 = 138,8). Nous avons retenu la moyenne des deux. Le crâne de Lunel-Viel est certainement plus petit que celui de Mosbach, probablement plus petit que celui de l'Arago. Si nos reconstitutions sont exactes, il en diffère par un museau plus long par rapport au palais. Des proportions semblables (fig. 5) s'observent chez les Chevaux de Prjewalski actuels (pour le diagramme de comparaison, nous n'avons retenu que les spécimens appartenant à des lignées « pures » d'après O. A. Ryder du San Diego Zoo, *communication personnelle*) mais leurs dimensions sont plus faibles. Un museau isolé, du Paléolithique inférieur de Malagrotta, près de Rome (Cassoli *& al.*, 1982) paraît peu différent de celui de Lunel-Viel (fig. 5).

Ainsi le morphotype à museau intermédiaire s'observerait aussi du Pléistocène moyen à nos jours, chez des animaux de taille grande ou moyenne.

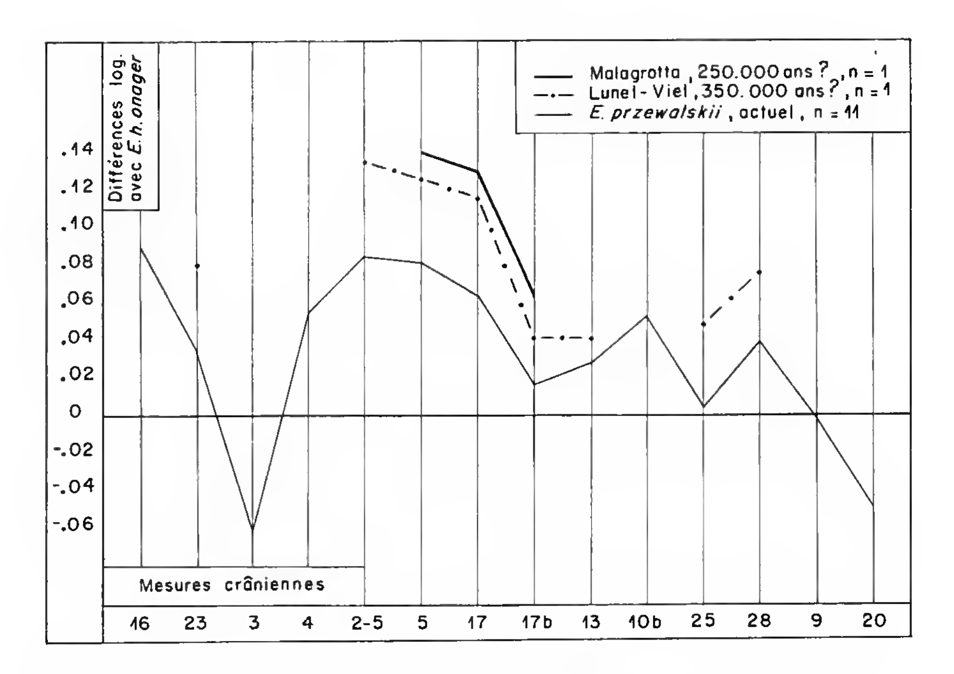


FIG. 5. — Chevaux à museaux de longueur moyenne. Mêmes légendes que pour la figure 3.

DISCUSSION

Le tableau des mesures et les diagrammes des rapports des crânes de Mosbach, l'Arago et Lunel-Viel indiquent un certain polymorphisme pour ce qu'on a considéré comme l'espèce *E. mosbachensis*, polymorphisme qui concerne surtout la longueur relative du museau. Il convient de se demander si ces indications correspondent bien à la réalité et quelle(s) signification(s) nous pouvons leur accorder.

Nous n'avons mesuré aucun crâne complet de Mosbach ni de l'Arago et un seul spécimen de Lunel-Viel de sorte que l'existence même de différences entre les trois pourrait être mise en doute. Toutefois deux crânes du Cheval de Mosbach ont été figurés et mesurés par d'autres auteurs. La comparaison de ces figurations avec celles du Cheval de Lunel-Viel nous paraît éloquente ; d'ailleurs M. F. BONIFAY (1980 : 239) a noté elle aussi une différence dans la longueur du museau des deux crânes. Le cas du Cheval de l'Arago est plus gênant puisque la longueur de son museau a dû être reconstituée. Rappelons cependant que la reconstitution s'appuie sur une régression calculée chez des Chevaux sauvages actuels et que les résultats en sont probablement exacts à quelques millimètres près. Enfin, les crânes de Mosbach, l'Arago et Lunel-Viel ne sont pas les seuls à présenter ces différences de proportions : chacun des trois morphotypes se rencontre chez d'autres Chevaux actuels ou fossiles. Nous pensons donc que leur existence est bien établie.

En ce qui concerne la signification de ce polymorphisme, plusieurs explications peuvent être envisagées.

1. *La longueur du museau serait un caractère lié à l'âge des individus, sans autre signification.*

On sait que les séries dentaires raccourcissent avec l'usure. Le museau se trouvant en avant des P^2, sa longueur augmentera si les bords antérieurs des P^2 « reculent ». C'est bien ce qui apparaît sur les graphiques 1 et 2 où la plupart des Chevaux vieux (de plus de 12 ans) ont des museaux plus longs que les jeunes. Toutefois cette observation est surtout vraie lorsqu'il s'agit d'animaux très vieux ou à dents très usées. Dans cinq cas, au contraire, les museaux ont des longueurs similaires à ceux d'animaux jeunes (4 à 8 ans environ) ou d'âge moyen (8 à 12 ans environ). Il est même possible que cet allongement « sénile » soit surtout le fait d'animaux vivant en captivité comme ceux qui forment la presque totalité de notre échantillon de Chevaux « sauvages ».

Nous avons abordé cette question à partir de la seule bonne population d'Équidés sauvages que nous ayons : 39 têtes de Zèbres de Burchell provenant de la même localité au Kenya (Kitengela) et conservées au Musée de Nairobi ; cet échantillon comprend 22 adultes jeunes, 8 d'âge moyen et 9 vieux. Les longueurs moyennes des museaux pour les trois groupes sont, respectivement, de 120,2 mm ; 121,4 mm et 118,5 mm. Ces observations ne sont pas en faveur d'un allongement notable du museau chez les individus âgés d'une population en liberté. Même si un tel allongement peut se rencontrer dans certains cas, il ne rend pas compte de l'ensemble des faits observés.

2. *Une variabilité intraspécifique normale justifierait la coexistence des trois morphotypes décrits plus haut.*

Cette explication est déjà partiellement infirmée par la population kenyane de crânes de Zèbres de Burchell. Il pourrait toutefois exister des différences importantes entre diverses populations éloignées d'une même espèce. De fait, les museaux des formes méridionales de Zèbres de Burchell mesurent en moyenne 6 mm de plus que ceux du Kitengela (EISENMANN, 1980, tabl. 26 et 28), mais les crânes sont aussi plus grands, de sorte que les proportions sont identiques. Même le Couagga éteint, qui pourrait être une espèce différente quoique proche du Zèbre de Burchell, présente à peu près le même rapport entre les longueurs du museau et du palais : les trois se rangent à côté des Chevaux à museaux longs. Nous n'avons donc pas de raisons pour croire que les variations observées chez les Chevaux fossiles relèvent d'une variabilité intraspécifique banale.

3. *Les variations dans les longueurs des museaux s'expliqueraient par des phénomènes allométriques que les grandes différences de taille des Caballins mettraient en évidence.*

Rappelons que la relation allométrique est de la forme $y = x^a$; sur un graphique où le logarithme de la longueur faciale est en ordonnée et celui de la longueur crânienne en abscisse, a est la pente de la droite de régression ; celle-ci est supérieure à 1 en cas d'allométrie positive.

Depuis les travaux de Robb (1935), Reeve & Murray (1942), repris par Simpson (1944, 1953), il est classique de considérer que la face (partie de la tête située en avant des orbites) s'allonge relativement lorsque la tête grandit. Des têtes de dimensions voisines auraient toujours les mêmes proportions faciales, les plus grandes ayant les faces relativement les plus longues. L'allométrie de la face est « positive » puisque la face s'allonge relativement plus que le reste de la tête (crâne).

En fait, les choses ne sont pas aussi simples. Benzecri (1978) a attiré l'attention sur les différences qui peuvent exister entre l'allométrie ontogénique (lors de la croissance d'un individu), l'allométrie intraspécifique (entre sujets adultes de tailles différentes) et l'allométrie interspécifique, elle-même impliquée dans l'allométrie phylogénique. L'allométrie interspécifique n'est pas confirmée à l'intérieur du genre *Equus* où des proportions faciales bien différentes accompagnent des dimensions voisines (Eisenmann, 1980, fig. 38). Chez les Équidés fossiles, l'allométrie phylogénique peut s'accompagner de phénomènes de réorganisation fonctionnelle de la tête (Radinsky, 1983). Enfin, l'allométrie ontogénique fœtale des Chevaux cède le pas, à la naissance, à une isométrie (pentes passant de 1,58 à 1,02) ; chez tous les Équidés adultes, la pente de la droite de régression est voisine de 1 ; la cause des différences de proportions faciales entre espèces est à chercher ailleurs (Devillers & *al.*, 1984).

Cette isométrie de la face peut laisser supposer également une isométrie du museau. Nous l'avons recherchée sur notre population de crânes de Zèbres du Kitengela, en étudiant la longueur du museau (mesure 5) en fonction de la longueur du reste de la tête (mesure 12). Le coefficient de corrélation entre les deux longueurs est faible (0,35) ainsi que celui entre les logarithmes des deux longueurs (0,33). Après retrait des quatre spécimens les plus aberrants, les coefficients de corrélation augmentent mais restent médiocres (0,63 et 0,62 respectivement). La droite de régression calculée sur les logarithmes présente une pente de 1,64 (avec un écart-type de 0,21). Contrairement à notre attente, ces résultats ont donc suggéré l'existence d'une allométrie positive intraspécifique du museau chez les *Equus*. Il existe toutefois de fausses allométries (*comm. pers.* de S. Hazout, laboratoire de Biostatistique de l'Université de Paris 7) dues à la non-homogénéité des variables étudiées. Dans le cas présent, la variable 12 est constituée de la somme de la longueur de la série dentaire et de la longueur du crâne en arrière de celle-ci. Or la longueur de la série dentaire est à peu près stable et n'est pas corrélée à la longueur du museau (coefficient de corrélation = 0,08) ; si on la laisse de côté pour n'étudier que la régression du museau sur la longueur crânienne postérieure, on constate une relation très proche de l'isométrie : pente de 0,873 avec un écart-type de 0,136. On voit à quel point la mise en évidence de phénomènes allométriques peut être délicate et leur interprétation difficile.

En ce qui concerne notre problème, s'il n'y a pas d'allométrie du museau, il est clair qu'on ne peut pas lui imputer les différences observées. Mais même en admettant l'existence d'une allométrie intraspécifique positive, si les Caballins actuels et fossiles appartenaient à la même espèce (peu importe son nom), nous devrions observer un gradient entre les spécimens les plus grands où le museau serait relativement long et ceux de petite taille, à museau court. Or les deux variétés domestiques de tailles extrêmes (Chevaux de trait et Poneys de Shetland) remplissent cette attente mais pas le reste des observations. En effet, le groupe à museaux courts comprend, outre les petits Poneys, des formes de taille moyenne (*E. lambei, E. chosaricus*) et grande (La Caune de l'Arago, San Sidero). Le groupe à museaux longs

comprend, outre les grands Chevaux de trait, de Mosbach et de Pirgi, des spécimens de taille moyenne (Val di Chiana, Dereivka, Chevaux de race arabe).

En somme, même si une allométrie positive intraspécifique existe chez les Chevaux, tout se passe comme si elle se superposait à d'autres différences de proportions, non allométriques.

4. *La longueur du museau des Caballins fossiles serait un caractère évolutif qu'on pourrait mettre en rapport avec l'âge géologique des animaux.*

Dans cette hypothèse, le museau du Cheval de Mosbach se serait progressivement raccourci (Lunel-Viel) pour atteindre le stade court réalisé à la Caune de l'Arago. Le stade court se serait maintenu au Pléistocène moyen (*E. chosaricus*) et supérieur (*E. lambei, E. germanicus, E. gallicus,* San Sidero). Un tel raisonnement suppose que Lunel-Viel est plus ancien que l'Arago, ce qui n'est pas prouvé, et il n'explique pas la présence de formes à museaux longs au Pléistocène moyen (Myssy) et supérieur (Val di Chiana).

Au total, une évolution de la longueur du museau ne peut certainement pas être écartée mais elle ne paraît pas liée au temps de façon régulière.

5. *Les différences de longueur du museau témoigneraient de l'existence de lignées différentes.*

Dans les paragraphes précédents, nous avons vu que la variabilité intraspécifique habituelle ne rend pas compte des différences observées même si l'âge individuel et l'allométrie peuvent en être partiellement responsables. Si les différences dépassent le niveau intraspécifique, il faut peut-être bien supposer l'existence de plusieurs espèces ou lignées d'espèces de Chevaux.

Ce ne serait pas la première fois qu'une telle division du groupe des Caballins serait proposée. Comme les tentatives de SANSON, EWART, RIDGEWAY, ANTONIUS, SKORKOWSKI, LUNDHOLM, EBHARDT, résumées par GROVES (1974), elle se heurte à la difficulté qu'il y a à admettre la fusion génétique d' « espèces » sauvages différentes à l'intérieur de l' « espèce » domestique *E. caballus* et à l'apparente proximité entre cette dernière et la seule espèce sauvage actuellement connue, *E. przewalskii*. Nous ne pouvons pas discuter à fond ce problème ici, mais nous pouvons remarquer que les différences entre les ADN mitochondriaux d'*E. przewalskii* et de certains Chevaux domestiques actuels laissent supposer entre eux une séparation vieille de 130 à 210 000 ans (GEORGE & RYDER, *sous presse*) alors que leurs hybrides sont fertiles et qu'on croyait encore récemment le Cheval de Prjewalski à l'origine de nos Chevaux, domestiqués il y a environ 5 000 ans.

Dans cette hypothèse, nous aurions la lignée d'*E. mosbachensis*, connue depuis le Pléistocène moyen, qui aurait donné naissance aux Chevaux du Val di Chiana au Pléistocène supérieur et participé à la formation de certaines races domestiques (Dereivka, Chevaux de trait et Arabes actuels). Une autre lignée serait apparue à l'époque de la Caune de l'Arago. Elle se serait maintenue au Pléistocène supérieur en donnant naissance aux *Equus germanicus* et *gallicus* et aurait participé à la formation de certaines races domestiques (Poneys de Shetland). Les relations de ces Chevaux européens à museaux courts avec leurs équivalents nord-américains et asiatiques (*E. lambei, E. chosaricus*) pourraient relever d'une filiation

(avec migration Est-Ouest ou Ouest-Est) ou d'un parallélisme évolutif. Une troisième lignée pourrait avoir donné naissance aux Chevaux de Prjewalski actuels, peut-être à partir de formes du Pléistocène moyen ressemblant aux Chevaux de Lunel-Viel et de Malagrotta.

6. *La briéveté du museau représenterait une adaptation au froid.*

Il a été observé (loi d'Allen) que les animaux vivant en climat froid tendent à réduire leurs déperditions de chaleur en diminuant la taille de certains organes comme les oreilles et le museau. Ce type d'adaptation pourrait expliquer les différences observées chez les Caballins et du même coup renseigner sur l'environnement des formes fossiles.

Plusieurs points sont en faveur de cette interprétation. Les museaux courts s'observent chez les Caballins nordiques (Shetland, Sibérie, Alaska) ou contemporains de la dernière glaciation (Grenelle, Jaurens, Schussenried, Remagen). Par analogie, on peut supposer que le museau court observé chez le Cheval de l'Arago confirme l'existence de conditions froides à l'époque. Mais d'autres observations sont difficiles à expliquer. Si *E. chosaricus* de Toungouze témoigne bien de conditions froides qu'on peut rapprocher de son âge rissien, on ne voit pas pourquoi certains spécimens provenant d'une localité plus septentrionale (Myssy) et attribués au même complexe faunique ont, eux, des museaux longs. La tentation est grande de contester l'âge rissien des chevaux de Myssy mais c'est aussi risquer un raisonnement circulaire en n'admettant que les datations conformes à notre hypothèse.

Nous ne savons pas si un raccourcissement adaptatif du museau serait réversible. Lorsque la température remonte (interglaciaire ou interstadial) les Chevaux rallongeraient-ils leurs museaux ? Et si oui, en combien de temps ? Une « réadaptation » différée serait cause de la persistance de museaux courts après un réchauffement. Ceux-ci témoigneraient alors d'une adaptation périmée et ne seraient plus des indicateurs climatiques chronologiquement précis. Dans le cas où la réadaptation ne se ferait pas du tout, seul le premier raccourcissement serait significatif (de la première détérioration climatique).

Conclusions

Bien qu'on puisse parler de « Zèbre » dans un sens général (animal à peau rayée, à protocônes relativement courts, à doubles boucles sténoniennes, etc.), tout le monde s'accorde à distinguer trois espèces actuelles de Zèbres. Ces espèces diffèrent à la fois génétiquement, biochimiquement et anatomiquement. L'idée que les trois espèces sauvages puissent jamais contribuer à la formation d'un (hypothétique) Zèbre domestique ne viendrait à personne. Cet exemple, volontairement caricatural, éclaire le problème posé par les Chevaux. On peut en effet aussi parler de Cheval (ou de Caballin) dans un sens général (animal à peau unie, à protocônes relativement longs, à doubles boucles caballines, etc.). Les différences anatomiques parfois observées entre Caballins fossiles sont, nous l'avons vu, plus importantes que celles qu'explique une variabilité intraspécifique habituelle. Elles semblent justifier la distinction d'espèces fossiles dont on pourrait supposer qu'elles différaient génétiquement et biochimiquement. Malheureusement, tout se passe comme si ces « espèces » fossiles avaient contribué à la formation de Chevaux domestiques, biochimiquement peu différents et interféconds. Comment concilier l'ampleur des différences anatomiques et leur ancienneté paléontologique avec l'interfécondité actuelle ?

Une première interprétation, certainement peu orthodoxe, accepte la séparation de lignées à museaux courts et à museaux longs dès le Pléistocène moyen ; elle pourrait être confrontée à d'autres données : la comparaison des ADN mitochondriaux de certaines races actuelles pourrait suggérer des dates de divergence plus ou moins anciennes. Rappelons que, d'après ces données, la divergence entre *Equus przewalskii* et *Equus caballus* serait plus ancienne qu'on ne le supposait, ce qui ne les empêche pas d'être interfertiles. Suivant une autre interprétation, qui nous paraît la plus satisfaisante à l'heure actuelle, un même schéma adaptatif (raccourcissement du museau en réponse au froid) s'est vraisemblablement répété, conduisant dans le passé à de véritables spéciations et, plus près de nous, à des spéciations inachevées que l'intervention humaine a définitivement empêché d'aboutir.

La littérature abonde d'exemples de dissociation entre morphologie et interfécondité, aussi bien chez les Protozoaires Ciliés (Génermont & Machelon, 1983) que chez les Insectes (David & Tsacas, 1983) ou les Rongeurs (Jaeger, 1983 ; Thaler, 1983) ; voir aussi Pasteur & Pasteur (1980). Dans certains cas (Lagomorphes), l'adaptation écologique irait jusqu'à mimer l'anatomie d'un autre genre (White, 1984 ; White & Keller, 1984 ; White, *in litteris*). Il peut aussi y avoir dissociation entre la morphologie et les caractères biochimiques. Ainsi, Kaminski note à propos des Chevaux (1978 : 248, en anglais) que « la diversité réelle des protéines à l'intérieur de presque toutes les races étudiées semble en contradiction avec l'homogénéité des types morphologiques qui résulte de la sélection par l'homme ou par des causes plus naturelles liées à l'environnement » ; les déterminismes génétiques de la morphologie d'une part et des protéines sanguines d'autre part seraient indépendants. Bref, rien ne permettrait de conclure à une communauté génique à partir d'une morphologie semblable.

Si un tel divorce existe entre, d'une part, les espèces biologiques et, d'autre part, les espèces morphologiques et paléontologiques, toute discussion sur la pertinence de la distinction de telle ou telle espèce fossile est stérile : n'importe quel taxon peut être appelé n'importe comment puisque nous ne connaîtrons jamais son statut biologique. Heureusement, la situation n'est peut-être pas aussi désespérée ; il arrive que des études électrophorétiques et génétiques conduisent à « redécouvrir » des différences anatomiques dont la description avait été jugée sans intérêt et oubliée (Thaler, 1983 : 332). Si « les spéciations ne s'accompagnent pas nécessairement d'une divergence morphologique apparente aux paléontologistes », la proposition réciproque « paraît établie » (Jaeger, 1983 : 152). Cela justifie un certain optimisme qui nous permettrait de supposer, au moins provisoirement :

1) que les différences morphologiques sont liées à des différences génétiques ;

2) que des différences d'une ampleur inhabituelle pour une espèce sauvage actuelle sont, chez des fossiles, des différences interspécifiques.

Remerciements

Ce travail s'inscrit dans les cadres de la RCP 717 « Animal, os, archéologie » et du thème « Néogène et Quaternaire continentaux » de l'UA 12 du CNRS et a bénéficié des remarques critiques du responsable du thème, L. Ginsburg, ainsi que de discussions avec d'autres collègues et amis, notamment D. Goujet et M. Tranier. Pour la recherche de phénomènes allométriques, les commentaires et les suggestions de S. Hazout, assistant au laboratoire de Biostatistique de l'Université de Paris 7, nous ont été très précieux. Nous remercions aussi Mme F. Pilard pour la réalisation des graphiques.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BENZECRI, J. P., 1978. — L'allométrie. Les cahiers de l'analyse des données. Paris, Dunod, 3 (3) : 371-376, 1 fig.

BIBIKOVA, V. I., 1967. — K izucheniyu drevnejshikh domashnikh loshadej vostochnoj Evropy. *Byull. mosk. Obshch. Ispyt. prir.*, otd. Biologii, **72** (3) : 106-118, 2 fig., 2 tabl.

BONIFAY, M. F., 1980. — Le Cheval du Pléistocène moyen des Grottes de Lunel-Viel (Hérault) *Equus mosbachensis palustris* n. ssp. *Gallia Préhist.*, Paris, **23** (2) : 233-281, 26 fig., 33 tabl.

BONIFAY, M. F., & E. BONIFAY, 1965. — Age du gisement de Mammifères fossiles de Lunel-Viel (Hérault). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **260** : 3441-3444.

BRÜNING, H., 1974. — Das Quartär-Profil im Dyckerhoff-Steinbruch, Wiesbaden-Hessen. *Rhein-Main. Forsch.*, Frankfurt/Main, **78** : 57-81, 3 fig.

— 1978. — Zur Untergliederung der Mosbacher Terrassenabfolge und zum klimatischen Stellenwert der Mosbacher Tierwelt im Rahmen des Cromer-Komplexes. *Mz. Naturw. Arch.*, Mainz, **16** : 143-190, 12 fig., 4 tabl., 1 photo.

CASSOLI, P. F., C. DE GIULI, A. M. RADMILLI & A. G. SEGRE, 1982. — Giacimento del Paleolitico inferiore a Malagrotta (Roma). XXIII Riun. Sci. dell'Istituto Ital. di Preistoria e Protoistoria, Firenze 1980 : 531-549, 6 fig.

CHALINE, J., 1971. — L'âge des hominiens de la Caune de l'Arago à Tautavel (Pyrénées-Orientales) d'après l'étude des Rongeurs. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, D, **272** : 1743-1746, 3 tabl.

— 1981. — Les Rongeurs de la Caune de l'Arago à Tautavel et leur place dans la biostratigraphie européenne. *In* : Datations absolues et analyses isotopiques en Préhistoire, méthodes et limites : datation du remplissage de la Caune de l'Arago à Tautavel. Coll. Intern. CNRS, Tautavel, 22-28 juin 1981, prétirage : 193-203, 3 tabl., 1 pl.

CRÉGUT, E., 1979. — La faune de mammifères du Pléistocène moyen de la Caune de l'Arago à Tautavel, Pyrénées-Orientales. Thèse spécialité, Univ. de Provence, Marseille, vol. 1, texte : 381 p. ; vol. 2, photographies : 48 pl. ; vol. 3 : 193 tabl. *Trav. Lab. Paléont. hum. Préhist., Marseille* (3), fasc. 1-3.

— 1980*a*. — *Equus mosbachensis tautavelensis* nov. subsp., un nouvel Equidae (Mammalia, Perissodactyla) du gisement pléistocène moyen anté-rissien de la Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées-Orientales, France). *Géobios*, **13** (1) : 121-127, 2 tabl., 1 pl.

— 1980*b*. — La faune de mammifères du gisement pléistocène moyen anté-rissien de la Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées-Orientales, France). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, D, **290** : 751-754.

DAVID, J., & L. TSACAS, 1983. — L'évolution des drosophilides : l'œil du paléontologiste et l'œil du biologiste généticien. *In* : Modalités, rythmes et mécanismes de l'évolution biologique. Coll. int. CNRS, Paris, **330** : 249-257, 30 fig.

DE GIULI, C., 1980. — La fauna di Maglie (Lecce). I Vertebrati fossili italiani, catalogo della Mostra, Verona : 241 p.

DEVILLERS, Ch., J. MAHÉ, D. AMBROISE, R. BAUCHOT et E. CHATELAIN, 1984. — Allometric studies on the skull of living and fossil Equidae (Mammalia, Perissodactyla). *J. Vertebrate Paleont.*, **4** (3) : 471-480, 9 fig., 3 tabl.

EISENMANN, V., 1979. — Caractères évolutifs et phylogénie du genre *Equus* (Mammalia, Perissodactyla). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **288** : 497-500, 3 fig.

— 1980. — Les Chevaux (*Equus sensu lato* (Mammalia, Perissodactyla) fossiles et actuels : crânes et dents jugales supérieures. *Cah. Paléont.*, CNRS éd., Paris : 186 p., 67 fig., 22 pl., 72 tabl.

— 1982. — Le Cheval et ses proches parents : évolution et phylogénie. CEREOPA. Études et réalisations pédagogiques sur le Cheval, 8e journée d'Étude, 10 mars 1982. INRA éd., Paris : 9-26, 8 fig.

— *Sous presse*. — Comparative osteology of modern and fossil Horses, Halfasses and Asses. *In* : R. H. Meadow & H. P. Uerpmann, eds, Equids in the Ancient World, Beihefte zum Tübinger Atlas des Vorderen Orients, Reihe A, Wiesbaden.

Génermont, J., & V. Machelon, 1983. — Variabilité génétique et barrières d'isolement reproductif au sein du complexe d'espèces jumelles *Euplotes vannus* (Cilié, Hypotriches) : signification évolutive des complexes d'espèces jumelles. *In* : Modalités, rythmes et mécanismes de l'évolution biologique. Coll. int. CNRS, Paris, **330** : 267-271, 2 fig.

George, M., Jr., & O. A. Ryder, *sous presse*. — Mitochondrial DNA evolution in the genus *Equus*.

Gromova, V., 1949. — Istorija loshadej (roda *Equus*) v Starom Svete. Chast' 1. Obzor i opisanie form. *Trudy paleont. Inst.*, Akad. Nauk SSSR, Moskva, **17** (1) : 373 p., 53 fig., 8 pl., 20 tabl.

Groves, C. P., 1974. — Horses, Asses and Zebras in the wild. London, David & Charles : 192 p., 12 fig., 16 pl.

Guérin, C., 1980. — Les Rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale. Comparaison avec les espèces actuelles. *Docum. Lab. Géol. Lyon*, **79** (1-3) : 1185 p., 115 fig., 21 pl., 161 tabl.

Imbrie, J., 1956. — Biometrical methods in the study of invertebrate fossils. *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, **108** (2) : 217-252, 10 fig., 7 tabl.

Jaeger, J.-J., 1983. — Équilibres ponctués et gradualisme phylétique : un faux débat ? *In* : Modalités, rythmes et mécanismes de l'évolution biologique. Coll. int. CNRS, Paris, **330** : 145-153, 5 fig.

Kaminski, M., 1978. — Distribution of genetic variants of blood proteins and enzymes in Horses of various breeds. *In* : Proc. Equine Infections Diseases IV, Ed. Bryans-Gerber. The Equine Med. Surg. Suppl. 1, Vet. Publ. Princeton, N.J., USA : 243-252, 6 tabl.

Lumley, H. de, & M.-A. de Lumley, 1971. — Découvertes de restes humains anténéanderthaliens datés du début du Riss à la Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées-Orientales). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, D, **272** : 1739-1742, 2 fig., 1 pl. h.-t.

Moigne, A.-M., 1983. — Taphonomie des faunes quaternaires de la Caune de l'Arago, Tautavel. Thèse de 3e cycle, Géologie du Quaternaire, Univ. de Paris 6 : 343 p., 43 fig., 15 pl., 38 tabl.

Nikiforova, K. V., I. I. Krasnov, L. P. Aleksandrova, Yu. M. Vasiliev, N. A. Konstantinova, & A. L. Chepalyga, 1982. — Khronostratigraficheskaya skhema verkhnepliotsenovykh-antropogenovykh otlozhenij Evropejskoj chasti SSSR. *In*: Chetvertichnaya sistema, 1, E. V. Shantser ed., Moskva « Nedra », tabl. 19.

Pasteur, G., & N. Pasteur, 1980. — Les critères biochimiques et l'espèce animale. *In* : Les problèmes de l'espèce dans le règne animal, t. 3, *Mém. Soc. zool. Fr.*, n° 40 : 99-150, 4 tabl.

Prat, F., 1968. — Recherches sur les Équidés pléistocènes de France. Thèse de Sci. nat., Fac. sci., Bordeaux, 4 vol. : 662 p., 149 fig., 126 tabl.

Radinsky, L., 1983. — Allometry and reorganization in Horse skull proportions. *Science*, **221** : 1189-1191, 1 fig., 1 tabl.

Renault-Miskowsky, J., 1980. — Le paléoenvironnement de l'Homme de Tautavel (Caune de l'Arago, Tautavel, Pyrénées-Orientales) : la faune et la flore en Roussillon au Pléistocène moyen. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, D, **290** : 747-750.

Reeve, E. C. R., & P. D. F. Murray, 1942. — Evolution of the horse skull. *Nature*, **150** : 402-403.

Reichenau, W. von, 1915. — Beiträge zur näheren Kenntnis fossiler Pferde aus deutschen Pleistozän, insbesondere über die Entwicklung und die Abkaustadien des Gebisses vom Hochterrassenpferd (*Equus mosbachensis* v. R.). *Abh. hess. geol. Landesanst.*, Darmstadt, **7** (1) : 155 p., 164 fig., 14 pl.

ROBB, R. C., 1935. — A study of mutations in evolution. Part I : Evolution of the Equine skull. Part II : Ontogeny of the Equine skull. *J. genet.*, Cambridge, Calcutta, **31** : 39-52, 5 fig.

SIMPSON, G. G., 1941. — Large Pleistocene felines of North America. *Am. Mus. Novit.*, New York, **1136** : 1-27, 11 fig.

— 1944. — Tempo and Mode in Evolution. Columbia Univ. Press, New York & London : 237 p.

— 1953. — The major Features of Evolution. Columbia Univ. Press, New York & London : 434 p.

THALER, L., 1983. — Image paléontologique et contenu biologique des lignées évolutives. *In* : Modalités, rythmes et mécanismes de l'évolution biologique. Coll. int. CNRS, Paris, **330** : 327-335, 1 fig., 1 tabl.

TURBANTI, L., 1982. — *Equus caballus* nel Pleistocene delle Puglie. Univ. degli studi di Firenze, Fac. Sci. Mat., Fis. e Nat., Corso di Laurea in Sci. Biol. : 78 p., 23 fig., 23 pl., 7 tabl.

VANGENHEIM, E. A., & V. S. ZAZHIGIN, 1982. — Obzor faunisticheskikh kompleksov i faun territorii SSSR. *In* : Chetvertichnaya sistema, 1, E. V. Shantser ed., Moskva « Nedra » : 267-279.

VANGENHEIM, E. A., & V. I. ZHEGALLO, 1982. — Otryad Perissodactyla-Neparnopalye. *In* : Chetvertichnaya sistema, 1, E. V. Shantser ed., Moskva « Nedra » : 317-326.

WHITE, J. A., 1984. — Late Cenozoic Leporidae (Mammalia, Lagomorpha) from the Anza-Borrego Desert, Southern California. *Carnegie spec. Publ.*, **9** : 41-57.

WHITE, J. A., & B. H. KELLER, 1984. — Evolutionary stability and ecological relationships of morphology in North American Lagomorpha. *Carnegie spec. Publ.*, **9** : 58-65.

Achevé d'imprimer le 30 septembre 1985.

Le Bulletin du 1[er] trimestre de l'année 1985 a été diffusé le 19 juillet 1985.

IMPRIMERIE NATIONALE

5 564 002 5

Recommandations aux auteurs

Les articles doivent être adressés directement au Sécrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés : de la traduction du titre en anglais, d'un résumé en français et en anglais, de l'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué (en note infrapaginale sur la première page).

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait). Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux importants et complexes devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme des figures.

La liste des *références bibliographiques*, à la fin de l'article, devra être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, chaque référence étant indiquée ainsi : auteur, initiales du (ou des) prénom, date, titre d'article ou d'ouvrage (en entier), revue abrégée selon la *World list of Scientific Periodicals*, tome (souligné), numéro (entre parenthèses), deux points, pagination et illustrations.

Les *dessins et cartes* doivent être réalisés à l'encre de chine. Les *photographies* seront le plus nettes possible et tirées sur papier brillant. Tenir compte de la justification du Bulletin : 14,5 cm × 19 cm. L'auteur devra indiquer l'emplacement des figures dans la marge de son manuscrit. Les légendes seront regroupées à la fin du texte sur un feuillet séparé.

Tirés à part : 50 tirés à part seront fournis gratuitement par article. Les auteurs peuvent éventuellement commander des tirés à part supplémentaires qui leur seront facturés directement par l'imprimeur.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Collection à périodicité irrégulière. Paraît depuis 1935. A partir de 1950, les Mémoires se subdivisent en quatre séries spécialisées : A, Zoologie ; B, Botanique ; C, Sciences de la Terre ; D, Sciences physico-chimique. (Format in-4°).

Dernières parutions dans la série C

T. 41 — Gaudant (Mireille). — Recherches sur l'anatomie et la systématique des Cténothrissiformes et des Pattersonichthyiformes (Poissons Téléostéens) du Cénomanien du Liban. 1978, 124 p., 57 fig., 10 pl. h.-t.

T. 42 — Lange-Badré (Brigitte). — Les Créodontes (Mammalia) d'Europe occidentale de l'Éocène supérieur à l'Oligocène supérieur. 1979, 249 p., 32 fig., 48 gr., 30 pl. h.-t.

T. 43 — Recherches océanographiques dans l'Océan Indien. (Entretiens du Muséum, Paris, 20-22 juin 1977.) 1979, 253 p., fig., pl.

T. 44 — Gayet (Mireille). — Contribution à l'étude anatomique et systématique des Poissons Cénomaniens du Liban anciennement placés dans les Acanthoptérygiens. 1980, 151 p., fig., 29 pl.

T. 45 — Lauriat-Rage (Agnès). — Les Bivalves du Redonien (Pliocène atlantique de France). Signification stratigraphique et paléobiogéographique. 1981, 175 p., fig., 16 pl.

T. 46 — Fröhlich (François). — Les silicates dans l'environnement pélagique de l'océan Indien au Cénozoïque. 1981, 208 p., fig., pl.

T. 47 — Loreau (Jean-Paul). — Sédiments argonitiques et leur genèse. 1982, 314 p., fig., pl.

T. 48 — Lauriat-Rage (Agnès). — Les Astaridae (Bivalvia) du Redonien (Pliocène atlantique de France). Systématique, biostratigraphie, biogéographie. 1982, 118 p., fig., 16 pl.

T. 49 — Colloque sur le Turonien. (Entretiens du Muséum, Paris, 26-27 octobre 1981.) 1982, 240 p., 61 fig., 8 tabl., 4 pl.

T. 50 — Rouchy (Jean-Marie). — La genèse des évaporites messiniennes de Méditerranée. 1982, 267 p. 72 fig., 18 pl.

Ouvrages disponibles au Service de vente des Publications du Muséum,
38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris